

# Magnetorezeption bei Säugetieren

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades

Dr. rer. nat.

der Fakultät für

Biologie

an der

Universität Duisburg-Essen

vorgelegt von

**Julia Weisse**

aus Essen

Juni 2014

Die der vorliegenden Arbeit zugrunde liegenden Experimente wurden in der Abteilung Allgemeine Zoologie der Universität Duisburg-Essen, Campus Essen, durchgeführt.

1. Gutachter:

Prof. Dr. Hynek Burda

2. Gutachter:

Prof. Dr. František Sedláček

Vorsitzender des Prüfungsausschusses:

Prof. Dr. Jens Boenigk

Tag der mündlichen Prüfung:

06.11.2014

Wenn schon...



[http://diepresse.com/images/uploads/8/6/6/456806/u\\_Strom\\_Energie\\_Hochspannung\\_Foto\\_Clemens\\_Fabry.jpg](http://diepresse.com/images/uploads/8/6/6/456806/u_Strom_Energie_Hochspannung_Foto_Clemens_Fabry.jpg)

...denn schon



<http://millionaerinnen.de/hochspannungsmasten-in-hirsch-optik>

## Gliederung

1	Inhalt.....	8
2	Abstract .....	10
3	Einleitung .....	12
4	Theoretischer Hintergrund .....	14
4.1	Orientierung im Raum.....	14
4.2	Das Erdmagnetfeld.....	15
5	Stand der Forschung.....	22
5.1	Magnetwahrnehmung.....	22
5.1.1	Magnetische Ausrichtung ( <i>alignment</i> ) .....	22
5.1.2	Magnetische Kompassorientierung .....	24
5.2	Kompasssysteme .....	25
5.2.1	Polaritätskompass.....	25
5.2.2	Inklinationskompass.....	26
5.3	Mechanismen der Magnetorezeption .....	26
5.3.1	Wahrnehmung basierend auf magnetisierten Partikeln .....	26
5.3.2	Wahrnehmung über Photopigmente – das Radikal-Paar-Modell .....	30
5.4	Magnetorezeptoren.....	31
5.5	Magnetorezeption bei Vertebraten .....	31
5.5.1	Knochenfische .....	32
5.5.2	Amphibien .....	33
5.5.3	Schildkröten.....	35
5.5.4	Reptilien .....	36
5.5.5	Vögel .....	37
5.5.6	Säugetiere .....	41
5.6	Zielsetzung dieser Arbeit.....	45
6	Magnetorezeption bei Graumullen .....	47
6.1	Einleitung .....	47
6.1.1	Effekt einer magnetischen Anomalie auf das Grabeverhalten .....	49
6.1.2	Spontane Entscheidung in Anwesenheit einer magnetischen Anomalie und Konditionierung der Graumulle auf veränderte magnetische Intensitäten .....	49
6.1.3	Besitzen Graumulle eine Präferenz für eine bestimmte Magnetfeldintensität? Experimente in der Magnetorgel .....	49
6.2	Material und Methode .....	50
6.2.1	Effekt einer magnetischen Anomalie auf das Grabeverhalten .....	50

6.2.2	Spontane Entscheidung in Anwesenheit einer magnetischen Anomalie und Konditionierung der Graumulle auf veränderte magnetische Intensitäten .....	55
6.2.3	Besitzen Graumulle eine Präferenz für eine bestimmte Magnetfeldintensität? Experimente in der Magnetorgel .....	58
6.3	Ergebnisse .....	66
6.3.1	Effekt einer magnetischen Anomalie auf das Grabeverhalten .....	66
6.3.2	Spontane Entscheidung in Anwesenheit einer magnetischen Anomalie und Konditionierung der Graumulle auf veränderte magnetische Intensitäten .....	71
6.3.3	Besitzen Graumulle eine Präferenz für eine bestimmte Magnetfeldintensität? Experimente in der Magnetorgel .....	73
6.4	Diskussion .....	79
6.4.1	Effekt einer magnetischen Anomalie auf das Grabeverhalten .....	79
6.4.2	Spontane Entscheidung in Anwesenheit einer magnetischen Anomalie und Konditionierung der Graumulle auf veränderte magnetische Intensitäten .....	82
6.4.3	Besitzen Graumulle eine Präferenz für eine bestimmte Magnetfeldintensität? Experimente in der Magnetorgel .....	83
7	Magnetorezeption bei Coruros .....	86
7.1	Einleitung .....	86
7.2	Material und Methode .....	86
7.3	Ergebnisse .....	89
7.4	Diskussion .....	93
8	Magnetorezeption bei größeren Säugetieren .....	96
8.1	Magnetische Ausrichtung beim grasenden und ruhenden Hausrind, Reh- und Rotwild.....	96
8.1.1	Einleitung .....	96
8.1.2	Material und Methode .....	97
8.1.3	Ergebnisse .....	101
8.1.4	Diskussion .....	104
8.2	Extrem niedrig-frequente elektromagnetische Felder stören die magnetische Ausrichtung von Wiederkäuern .....	107
8.2.1	Einleitung .....	107
8.2.2	Material und Methode .....	111
8.2.3	Ergebnisse .....	113
8.2.4	Diskussion .....	122
9	Zusammenfassung und Ausblick.....	129
10	Literatur .....	133
11	Anhang.....	155
11.1	Abkürzungsverzeichnis .....	155

11.2	Abbildungsverzeichnis .....	159
11.3	Tabellenverzeichnis.....	161
11.4	Rohdaten.....	164
11.4.1	Laufwege.....	164
11.4.2	Überprüfte Liste der von Hert et al. (2011) untersuchten Weiden (Koordinaten).....	168
11.5	Danksagung .....	175
11.6	Lebenslauf und Publikationen .....	176

## 1 Inhalt

Für Tiere ist es oft unerlässlich aus diversen Gründen ihr Territorium zumindest zeitweise zu verlassen. Die Fähigkeit zur Orientierung stellt dabei eine Notwendigkeit dar; die Tiere müssen geeignete Futterquellen, Sexualpartner oder Schutz vor Prädatoren finden und anschließend den Heimweg bestreiten. Eine erfolgreiche Orientierung setzt nicht nur Kenntnisse von der Richtung voraus, in der sich das Ziel befindet, sondern auch eine Bestimmung der Position. Die Orientierungshinweise, die dabei zu Hilfe gezogen werden, können z. B. visueller oder auditiver Natur sein, auf Landmarken oder eben auf der Wahrnehmung von magnetischen Parametern beruhen. Das Magnetfeld der Erde weist durch Inklinaton und Magnetfeldstärke räumliche Gradienten auf und gibt Auskunft über horizontale Richtungen.

Das Erdmagnetfeld (EMF) ist jedoch auch unter Tage stabil und verlässlich und so orientieren sie sich beim Bau ihrer Nester an der Polarität des EMF. Die vorliegende Dissertation beschäftigte sich nun mit der Frage, ob die Tiere neben der Richtung des magnetischen Feldes auch die Feldstärke bzw. Schwankungen der Intensität wahrnehmen können und Präferenzen für einen bestimmten Intensitätsbereich zeigen. Leider habe ich keinen gesicherten Beweis dafür erbringen können. Sollten die Tiere jedoch in der Lage gewesen sein, die durch eine magnetische Anomalie beeinflussten Intensitäten wahrzunehmen, kann davon ausgegangen werden, dass diese nicht als störend empfunden worden sind. Möglicherweise funktioniert ihr Magnetkompass nur innerhalb eines festgelegten Intensitätsbereiches oder wird, neben dem Nestbau, nur bei Aufgaben genutzt, bei denen eine Orientierung über größere Distanzen notwendig ist.

Des Weiteren sollte untersucht werden, ob Coruros (*Spalacopus cyanus*) zur Orientierung ebenfalls einen Magnetkompass nutzen, da sie auch den größten Teil ihres Lebens unter der Erde in Tunnel- und Gangsystemen verbringen. Ich habe untersucht, ob die Tiere, ähnlich den Graumullen, eine gemeinsame Richtungspräferenz beim Nestbau zeigen oder ob die Tiere eine Vorliebe für eine bestimmte Richtung haben, die sich von Individuum zu Individuum, von Coruro-Familie zu Coruro-Familie oder zwischen Männchen und Weibchen unterscheidet. Bis zum jetzigen Zeitpunkt konnte nicht nachgewiesen werden, dass Coruros beim Bau ihrer Nester eine bestimmte Richtung bevorzugen und auch meine Ergebnisse konnten leider nicht dazu beitragen eine solche Präferenz aufzuzeigen.



Möglicherweise ist der magnetische Sinn innerhalb der Rodentia nur auf einige Familien beschränkt.

Bislang war es schwierig, wenn nicht gar unmöglich, das spontane Verhalten größerer Säugetiere mit einer ausreichenden Stichprobenzahl in einem Labor zu studieren, doch jetzt ist es uns bei Rindern (*Bos primigenius taurus*), Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*) erstmalig mit einfachen, nicht-invasiven Methoden (Freilandbeobachtung, Messen von Betten im Schnee, Analyse von Satelliten- und Luftbildaufnahmen (Google Earth)) gelungen. Die Google Earth-Methode gestattet eine Analyse von Rindern weltweit und daher mit enormer Stichprobengröße; sie ist schnell, objektiv, erlaubt Vergleichbarkeit und zeigt Tiere, die sich vom Betrachter nicht gestört fühlen. So konnten wir ein neues und faszinierendes Phänomen entdecken und den ersten gesicherten Beweis dafür liefern, dass auch in größeren Säugetieren ein magnetischer Sinn präsent ist: Während Rinder, Reh- und Rotwild unter normalen Bedingungen des EMF eine Ausrichtung ihres Körpers zeigen, die in etwa einer nord-südlichen Richtung entspricht, ist diese Orientierung unter oder in der unmittelbaren Nähe von Hochspannungsleitungen gestört.

## 2 Abstract

For animals, it is often indispensable to at least temporarily leave their territory for various reasons. In doing so, the ability to orientate represents a necessity; animals have to find adequate food resources, sexual partners, and shelter from predators and to subsequently find their way back home. Successful orientation not only implies knowledge of the goal's direction, but also position determination. Helpful orientation cues may be of e. g. visual or auditory nature, based upon landmarks or on the perception of magnetic parameters. Through both inclination and intensity, the magnetic field for instance exhibits regional gradients and provides information of horizontal directions.

Especially for subterranean mole-rats (*Fukomys* sp.), access to many of such orientation cues and signals being used by aboveground living animals, is limited. However, the earth's magnetic field (EMF) is stable and reliable even in the underground habitat; thus, these animals use the EMF's polarity to build their nests. This thesis deals with the question whether, in addition to using polarity information, mole-rats are able to perceive the intensity of the EMF or intensity fluctuations, respectively, and also whether they show preferences for certain intensity ranges. Unfortunately, the data recovered and presented here does not adduce appropriate evidence. However, if the animals were indeed able to perceive the intensities influenced by magnetic anomalies, one can assume that they simply do not perceive them as disturbing. Possibly, their magnetic compass entirely works within a specific intensity range or is, in addition to the observed nest building behavior, used in tasks requiring orientation over larger distances only.

A second part of this thesis aims at analyzing whether coruros (*Spalacopus cyanus*) also use a magnetic compass for orientation, a theory deduced from their lifetime mostly spent in underground burrow systems. I have here investigated whether the animals, just like mole-rats, show a common direction preference when building their nests and if so, whether such a preference differs from individual to individual, from family to family or between males and females. Up to now, a directional preference during nest building activity has not been demonstrated, and my study could neither fill this gap. The magnetic sense might be limited to just a few families within the Rodentia.

The third part of this thesis deals with a topic that has been, until now, difficult or maybe impossible to study: spontaneous behavior of large animals with sufficient sample size. This study presents data from studies of domestic cattle (*Bos primigenius taurus*), roe deer (*Capreolus capreolus*), and red deer (*Cervus elaphus*) by means of simple, noninvasive

methods (i.e. field observations, measuring deer beds in the snow and analysis of satellite images and aerial images). The Google Earth method enables the analysis of large mammals on the global scale and with an adequate sample size; this method is fast, objective, allows comparability, and shows animals which are undisturbed by the observer. We could detect a new and fascinating phenomenon and provide significant evidence for the existence of a magnetic sense in large mammals: Whereas domestic cattle, roe deer and red deer show a roughly north-south alignment of their body axes in the normal magnetic field, their orientation is disturbed under or in the vicinity of power lines and pylons.

### 3 Einleitung

Es ist schon lange kein Geheimnis mehr, dass diverse Tiere das EMF wahrnehmen können und seine magnetischen Parameter, unbewusst oder weitestgehend bewusst, als Referenz zur Orientierung nutzen. Die am besten untersuchte Gruppe sind bislang die Vögel, doch es kommen wohl täglich neue Tierarten und Erkenntnisse dazu.

Im ersten Teil der vorliegenden Dissertation bin ich zunächst auf den theoretischen Hintergrund eingegangen, der dieser Thematik zugrunde liegt. Es wird dargelegt, wie bedeutend die Orientierung für Tiere generell ist und welche Rolle dem EMF dabei zukommt. Anschließend wird das EMF mit seinen Parametern beschrieben.

In Kapitel 5 soll ein Überblick über den Stand der Magnetforschung gegeben werden. Ich erläutere die Unterschiede zwischen der Ausrichtung an den magnetischen Feldlinien des EMF (*alignment*) und einer höheren Orientierungsleistung, dem Magnetkompass. Dann werden die unterschiedlichen Kompasssysteme, die terrestrischen Lebewesen zur Verfügung stehen, vorgestellt, ebenso wie die zugrundeliegenden Mechanismen, auf denen die Wahrnehmung des EMF basiert. Den Abschluss dieses Kapitels bildet eine (zum Zeitpunkt des Schreibprozessbeginns repräsentative) Liste der Vertebraten, die sich am EMF ausrichten bzw. orientieren.

Die Kapitel 6 bis 8 befassen sich mit der Magnetorezeption der selbst untersuchten Säugetiere und dem Einfluss von magnetischen Anomalien bzw. extrem schwachen niederfrequenten Magnetfeldern auf das Verhalten der Tiere; methodische Grundlagen bilden dabei sowohl Labor- als auch Freilandstudien.

Die Abteilung Zoologie der Universität Duisburg-Essen, Campus Essen, beschäftigt sich seit etlichen Jahren mit den subterranean lebenden Graumullen (*Fukomys* sp.) und ihrer Fähigkeit, das Erdmagnetfeld als Orientierungshinweis zu nutzen. Auch wenn die Magnetorezeption dieser Tiere im Allgemeinen als gut erforscht gilt, gibt es immer noch Aspekte, die Rätsel aufwerfen. Daher habe ich mit spontanen Verhaltenstests und Konditionierungsversuchen versucht herauszufinden, ob die Tiere neben der Polarität des EMF auch die Intensität wahrnehmen und zur Orientierung nutzen können.

In Kapitel 7 gehe ich auf die weniger gut erforschte Magnetorezeption von Coruros (*Spalacopus cyanus*) ein. Da bislang kein eindeutiger Nachweis erbracht werden konnte, dass sie das EMF als Referenz z. B. beim Nestbau nutzen, habe ich versucht eine mögliche Richtungspräferenz nachzuweisen.

Anschließend stehen Säugetiere im Mittelpunkt des Interesses, deren Körpergröße es bislang schwierig machte spontanes Verhalten mit einer ausreichend großen Stichprobenzahl zu untersuchen. Erstmals konnte mit nicht-invasiven Methoden (Freilandbeobachtung, Analyse sog. Betten im Schnee, Auswertung von Satelliten- und Luftbilddaufnahmen) eine Ausrichtung am Erdmagnetfeld bei Rindern (*Bos primigenius taurus*), Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*) nachgewiesen und darüber hinaus gezeigt werden, dass Hochspannungsmasten und –leitungen dieses Verhalten beeinflussen.

Den Abschluss bilden die Zusammenfassung der zentralen Ergebnisse dieser Arbeit und ein Ausblick auf potentielle zukünftige Versuche.

## **4 Theoretischer Hintergrund**

### **4.1 Orientierung im Raum**

Für Tiere ist es oft unerlässlich aus diversen Gründen (z. B. Partner- oder Nahrungssuche) ihr Territorium zumindest zeitweise zu verlassen. Die Hinwendung zu einem bestimmten Ziel setzt nicht nur Kenntnisse über die Richtung voraus, in der sich das Ziel befindet, sondern, im Falle einer gewünschten Heimkehr, auch die genaue Lagebestimmung des vertrauten Areals (Merkel, 1980). Die Fähigkeit von Tieren sich in Raum und Zeit zu bewegen, eine bestimmte räumliche Position beizubehalten oder neue räumliche Beziehungen mit der Umwelt einzugehen, schlicht, sich zu orientieren, stellt eine Notwendigkeit in deren täglichen Leben dar (Merkel, 1980). Die Orientierungsmechanismen können dabei intern (Kinästhesie, Vektornavigation), regional (z. B. Windrichtung, Geruch, Schall, visuelle Landmarken) oder global sein (z. B. Sonne und polarisiertes Licht, Sterne, Gravitation), sie können visueller, olfaktorischer oder auditiver Natur sein oder, wie von Alexander von Middendorf erstmalig 1855 vermutet (Merkel, 1980), auf der Wahrnehmung von magnetischen Parametern beruhen, was eine große Bandbreite unterschiedlicher Sinne zur Wahrnehmung dieser voraussetzt.

Das Magnetfeld der Erde ist das einzige geophysische Signal, das konsistent Auskunft über horizontale Richtungen gibt und durch Inklination und Magnetfeldstärke räumliche Gradienten aufweist, die von sensiblen Organismen zu allen Zeiten und in allen Umgebungen erfasst und genutzt werden können (vgl. Marhold, 1995). Landmarken-unabhängige Navigation, wie z. B. Wegintegration, wird für die Orientierung über kurze Distanzen genutzt, wobei das Tier idiothetische Hinweise, d. h. interne Bewegungshinweise, nutzt, die auf propriozeptiven und vestibulären Hinweisen beruhen. Allein auf selbstgenerierte Signale zu vertrauen ist jedoch vielen kleinen Fehlern unterworfen, die sich in der Summe beträchtlich auswirken können, sodass ein externer Richtungsbezug unumgänglich beim Zurücklegen längerer Distanzen ist. Dem erfolgreichen Navigieren in z. B. einem Tunnelsystem stehen, neben idiothetischen Hinweisen, ein Kompasssinn und eine kognitive Karte (mentale Abbildung der Umgebung) zur Seite (vgl. Etienne & Jeffrey, 2004), für die jedoch unterschiedliche Systeme zuständig sind.

Magnetorezeption (siehe Kapitel 5.1) bezeichnet die Fähigkeit, magnetische Signale (bewusst oder unbewusst) wahrzunehmen und zum Nervensystem zu übertragen, welches die relevanten Informationen extrahiert, überarbeitet und interpretiert (vgl. Moritz et al., 2007).

Auch wenn der Mensch das EMF mit seinen Sinnen aller Wahrscheinlichkeit nach nicht wahrnehmen kann (siehe aber Kapitel 5.5.6: Versuche mit Menschen von Baker oder Platt), so stellt doch die Navigation heutzutage aufgrund technischer Hilfsmittel und Satellitensysteme kein Problem mehr dar. Eine Positionsbestimmung und, vorausgesetzt die Koordinaten des Ziels sind bekannt, auch das Auffinden des Zielortes sind mit großer Präzision möglich (Wiltschko, 2012).

## 4.2 Das Erdmagnetfeld

Tiere sind laufend von unterschiedlichen Feldern umgeben, bei denen zwischen natürlichen Feldern, wie dem EMF an sich, und künstlichen Feldern (siehe Kapitel 8.2.1) unterschieden werden muss.

Die Erde besitzt, wie ein Dipol, ein eigenes statisches Magnetfeld, das durch seinen Vektor-Charakter den Raum in der Horizontalen und in der Vertikalen strukturiert (Dudel et al., 1996). Längen- und Breitengrad ermöglichen eine genaue Positionsbestimmung anhand geografischer Koordinaten und legen Nord- und Südpol als Punkte fest, an denen die Rotationsachse die Oberfläche kreuzt und die magnetischen Feldlinien im 90°-Winkel in die Erdoberfläche ein- bzw. austreten. Die verwirrende Tatsache, dass der geografische Norden der Erde in der Nähe des magnetischen Südpols liegt, ist darin begründet, dass ein nach Norden zeigendes Ende einer Kompassnadel als magnetischer Nordpol deklariert wurde, obwohl es sich bei dem geomagnetischen Pol in der Arktis physikalisch gesehen um den magnetischen Südpol handelte (Wiltschko & Wiltschko, 1995). Zur Vereinfachung ist es im allgemeinen Sprachgebrauch jedoch geläufiger, den eigentlichen magnetischen Südpol als magnetischen Nordpol zu deklarieren (vgl. Abb. 1), daher werde ich in dieser Arbeit auch dem üblichen Sprachgebrauch folgen.

Die Richtung des magnetischen Flusses wird in jedem Punkt durch magnetische Feldlinien angegeben, die auf der Südhalbkugel aufwärts zeigen und auf der Nordhalbkugel abwärts. Am Äquator verlaufen die Feldlinien parallel zur Erdoberfläche. Dort, wo die Feldlinien weitestgehend parallel in die gleiche Richtung verlaufen, handelt es sich um ein homogenes Magnetfeld (gleichgerichtet und gleich stark). Je dichter die Feldlinien zusammenrücken, d. h., je größer die Nähe zu den magnetischen Polen, desto inhomogener wird das Feld.

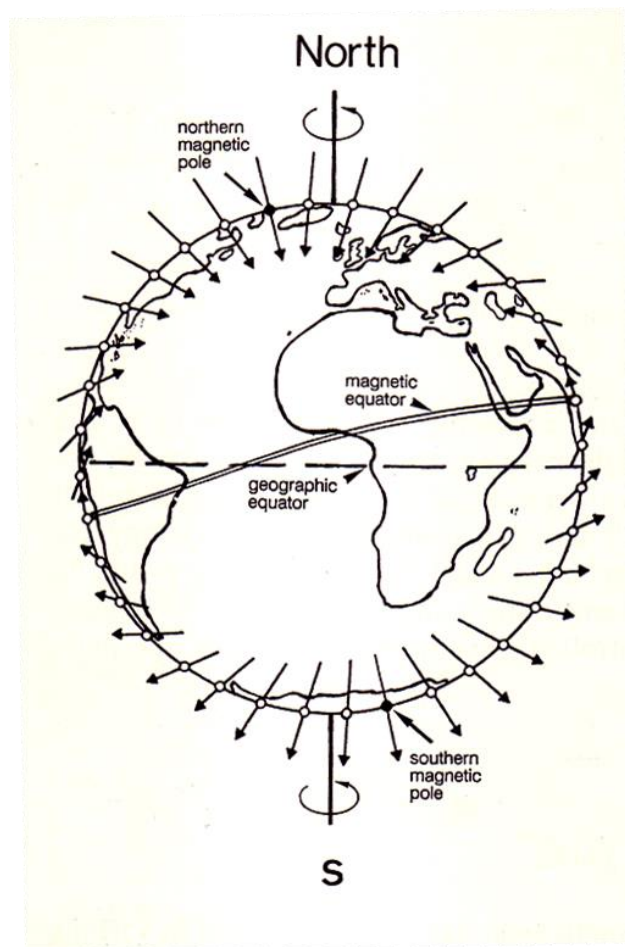


Abb. 1: Schematische Darstellung der Erde und des Erdmagnetfeldes. Die Pfeile deuten die geomagnetischen Feldlinien an, die auf der Südhemisphäre austreten und auf der Nordhemisphäre wieder eintreten. Ihr Neigungswinkel (Winkel zwischen Feldlinien und durch den Horizont gebildete Tangente) entspricht der Inklination. Der Winkel zwischen den Linien, die einen gedachten Punkt x mit dem geografischen Nordpol bzw. Punkt x mit dem geomagnetischen Nordpol verbinden, stellt die Deklination (auch Missweisung genannt) dar (Abbildung aus Wiltshko & Wiltshko, 1995).

Mit Hilfe von Polarität (nordweisende Horizontalkomponente), Inklination (Vertikalkomponente) und Intensität kann an jedem Punkt auf der Erdoberfläche die Richtung gemessen werden (Tarbuck & Lutgens, 2009).

Die Inklination misst den vertikalen Neigungswinkel des Magnetfeldes zur Horizontalen d. h. „die nach unten gerichtete Kippung der Magnetfeldlinien an jeder Stelle“ (Tarbuck & Lutgens, 2009), oder, noch einfacher gesagt: den Winkel zwischen Kompassnadel und Horizontalebene. Dabei nimmt die Inklination von  $0^\circ$  am Äquator zu den Polen hin zu ( $+90^\circ$  am Nordpol) bzw. ab ( $-90^\circ$  am Südpol). An den Polen verläuft die Inklination vertikal und bietet somit keine Richtungsinformation; am Äquator verläuft sie hingegen horizontal (vgl. Abb. 2). Ein sensibles Tier, das sich vom Äquator in Richtung eines Pols bewegt, erfährt



demnach immer steiler werdende Inklinationswinkel. Die Inklination entspricht in etwa der geografischen Breite und hält daher Ortsinformationen bereit (Wiltshko & Wiltshko, 1995).

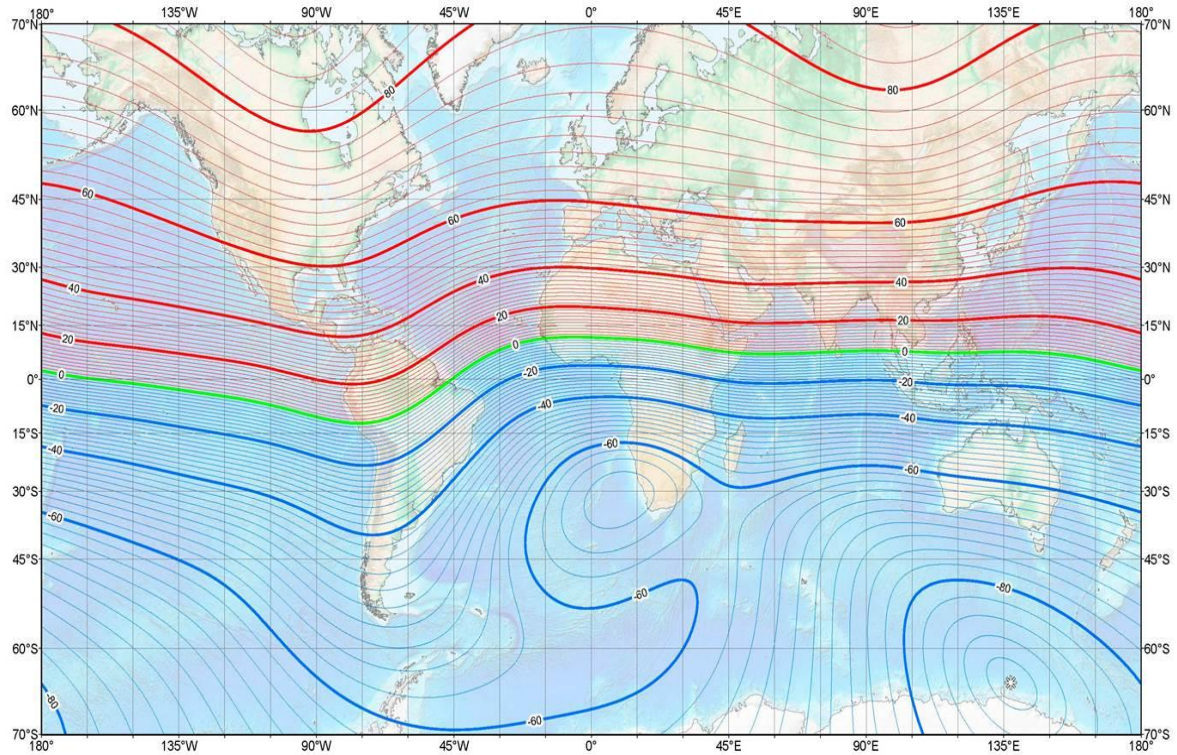


Abb. 2: Inklination des Erdmagnetfeldes. Quelle: NOAA/NGDC & CIRES (National oceanic and atmospheric administration), Stand 2010.

Besteht neben dem natürlichen EMF noch ein künstlich geschaffenes alternierendes Magnetfeld (AMF), entsteht zwischen der Summe der Vektoren ihrer horizontalen Intensitäten und dem Intensitätsvektor des EMF noch ein weiterer Winkel, das Azimut.

Durch die Deklination wird die horizontale Abweichung zwischen magnetischen und geografischen Polen in Grad (°) ausgedrückt (vgl. Abb. 3). Der magnetische Nordpol liegt 1290 km nordwestlich vom geografischen Südpol, die Distanz zwischen magnetischem Südpol und geografischem Nordpol ist noch größer, sodass die Dipolachse z. Zt. um ca.  $11^\circ$  gegen die Rotationsachse der Erde geneigt ist (Bahlburg & Breitkreuz, 1998). Die magnetischen Pole ändern ihre Lage jährlich um mehrere Kilometer.

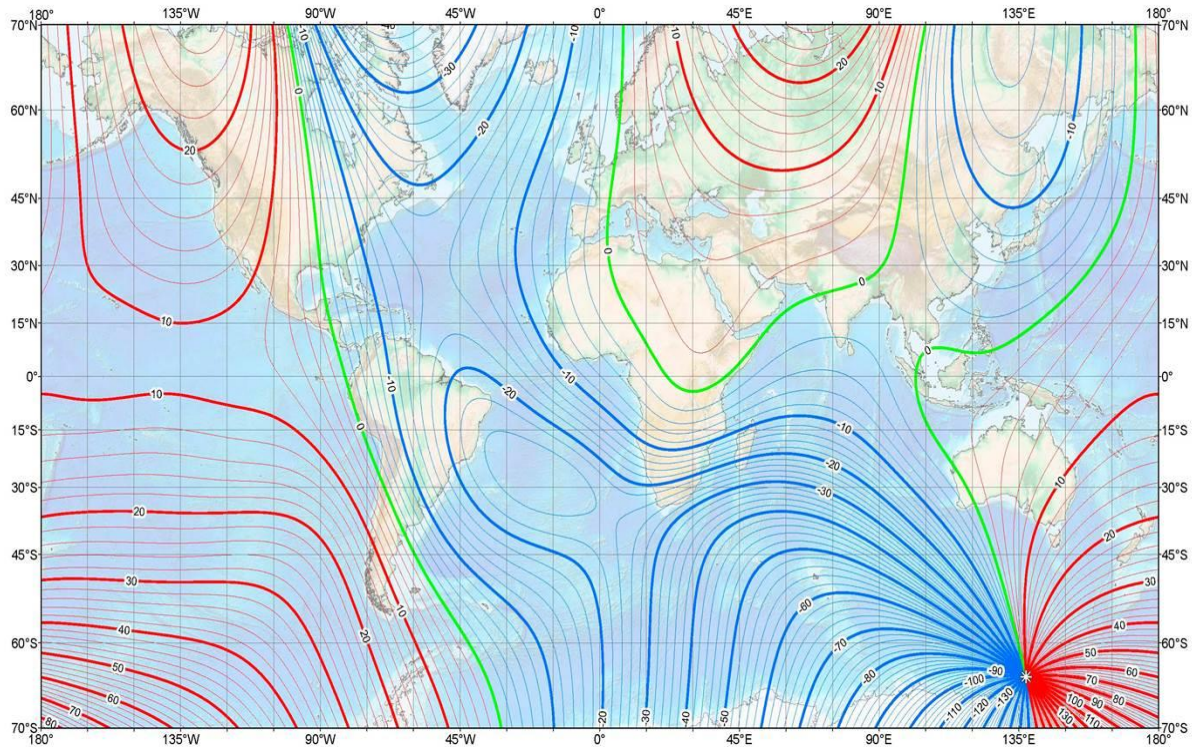


Abb. 3: Deklination des Erdmagnetfeldes. Quelle: NOAA/NGDC & CIRES (National oceanic and atmospheric administration), Stand 2010.

Die Intensität, d. h. die Feldstärke des Magnetfeldes, wird in Tesla gemessen und meist in nT oder  $\mu\text{T}$  angegeben. Die Gesamtfeldstärke bzw. der Vektor der Totalintensität setzt sich aus zwei Komponenten zusammen: der horizontalen und der vertikalen Feldintensität. Die Totalintensität ( $T$ ) kann aber auch aus dem vertikalen Inklinationswinkel ( $V$ ) und der Horizontalkomponente ( $H$ ) berechnet werden ( $T = \sqrt{V^2 + H^2}$ ). Die Magnetfeldstärke ändert sich mit dem Breitengrad und verläuft in einem Gradienten absteigend von den Polen, an denen die Intensität Werte von bis zu 60000-70000 nT annimmt, zum Äquator mit etwa 30000 nT. An der östlichen Küste Südamerikas erreicht sie mit 26000 nT ihr Minimum (vgl. Abb. 4).



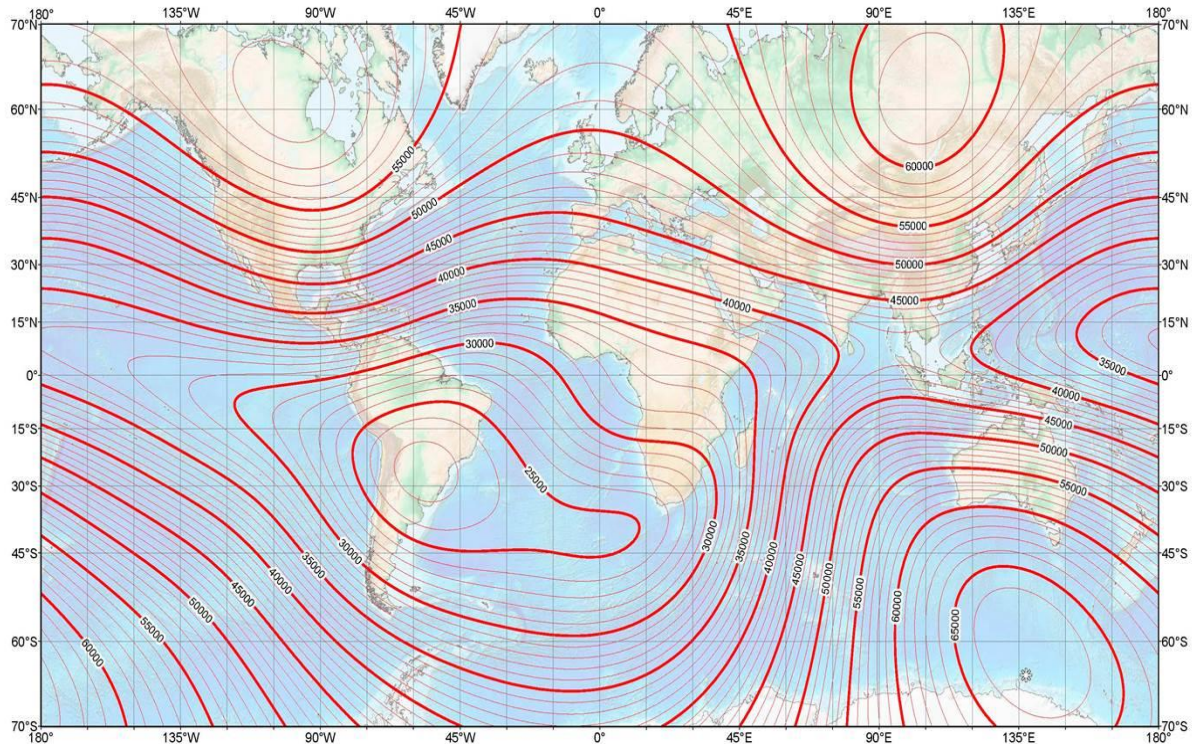


Abb. 4: Totalintensität des Erdmagnetfeldes. Quelle: NOAA/NGDC & CIRES (National oceanic and atmospheric administration), Stand 2010.

Die Totalintensität ist abhängig von der elektromagnetischen Radiation der Sonne, was mit regelmäßigen, relativ schnell voranschreitenden tagesrhythmischen und saisonalen Veränderungen einhergeht. Während die Feldlinien auf der Tagesseite der Erde verdichtet werden, dehnen sie sich auf der sonnenabgewandten Hälfte aus, sodass sich ein 24h-Rhythmus einstellt, der sich in einer messbaren Amplitude niederschlägt. In den nördlichen gemäßigten Breiten erreicht die Totalintensität mittags, mit dem höchsten Sonnenstand, ein Minimum (Abnahme bis zu 30-100 nT) und steigt dann im Laufe des Tages wieder an; in niedrigeren Breiten folgt die Magnetfeldstärke einem gegenläufigen Kurs. Im Sommer fallen die Unterschiede etwas größer aus. Solare Winde verursachen z. B. tages- und jahreszeitliche Schwankungen von bis zu 0-1 nT/Minute.

Doch nicht nur die Tages- bzw. Jahreszeit und die Sonnenaktivität haben Einfluss auf die Stärke des Magnetfeldes; auch ferromagnetisches Material in der Erdkruste, die Konzentration, Mineralisierung und die mineralische Zusammensetzung, nehmen Einfluss auf die Feldstärke des EMF. Bei der Kursker Magnetanomalie ( $>190000$  nT) in Russland, die durch ein großes Eisenerzbecken in der Stadt Kursk hervorgerufen wird, handelt es sich um die größte bekannte Anomalie. Bekannte Beispiele aus Deutschland sind der Vogelsberg in

Hessen und der Kaiserstuhl in Baden-Württemberg, welche aufgrund ihres vulkanischen Gesteins zu Störungen der Magnetfeldstärke führen. Die geografische Breite spiegelt sich in Gebieten mit niedrigen Intensitäten (sog. magnetische Täler) und hohen Intensitäten (sog. magnetische Hügel) wider und erzeugt eine Art topographische Karte. Im Meer sind die Schwankungen geringer als an Land (Wiltshko & Wiltshko, 1995). Sonneneruptionen können ebenso zu unregelmäßigen Schwankungen (mehr als 1000 nT pro 5 Minuten) der Magnetfeldstärke führen wie magnetische Stürme ( $> 500$  nT) aufgrund von Sonnenaktivität, die ebenfalls abhängig vom Breitengrad sind (geringer in niedrigen Breiten). In den letzten 2000 Jahren kam es zu einem Abfall der Feldstärke von 35% (vgl. Wu & Dickmann, 2012). Nichtsdestotrotz handelt es sich bei dem Magnetfeld der Erde um ein beinahe konstantes Gleichfeld, welches „seine Stärke und Richtung nur geringfügig, in Anhängigkeit von Ort, Tages- und Jahreszeit“ ändert (Forschungsstelle für Elektropathologie, 2011). Das Ausmaß der Fluktuation des geomagnetischen Feldes kann durch den K-Index (Keeton et al., 1974) angezeigt werden, der auf maximalen Differenzen in festgelegten 3h-Intervallen basiert (Wiltshko & Wiltshko, 1995).

Im Vergleich zu den schnell voranschreitenden periodischen Schwankungen handelt es sich bei der Säkularvariation mit Änderungen in der Intensität (0,05% pro Jahr), Inklination und Deklination des Dipol-Feldes, sowie einer westwärts Drift des Nicht-Dipol-Feldes ( $0,2^\circ$  pro Jahr) um eine zeitliche Veränderung des Magnetfeldes, die sehr langsam von statten geht (vgl. Marhold, 1995). Durch Konvektionen im Erdkern wandert die Position des magnetischen Nordpols: einst in Kanada gelegen, bewegt er sich nordwärts Richtung Sibirien und nähert sich dem geografischen Pol an. Im Gegensatz dazu entfernt sich der magnetische Südpol vom geografischen Pol und wandert von der Antarktis stetig weiter Richtung Pazifischem Ozean (Tarbuck & Lutgens, 2009). Säkularvariationen haben eine Änderung von Stärke und Richtung des Feldes zur Folge, jedoch keine Änderungen der Polarität. Aufgrund von Wanderung und Veränderung der Strömungen im äußeren Erdkern und einem Intensitätsabfall des Dipolfeldes (Abnahme um 10%, bevor die Stärke des Magnetfeldes wieder den Normalzustand erreicht und sich stabilisiert), kommt es zu Veränderungen in geologischer Zeit. Eine Magnetfeldumkehrung, wie sie in scheinbar zufälligen Zeiträumen wiederkehrt, bewirkt eine großräumige Positionsveränderung der Pole. Da das Magnetfeld der Erde seine Polarität nur sehr langsam ändert, stellt es somit eine relativ konstante und daher verlässliche Größe dar. Im geschichtlichen Verlauf kam es wiederholt zu Umpolungen des magnetischen Feldes, aber auch zu Veränderungen der Totalintensität.

Tiere reagieren mit Verhaltensänderungen auf Schwankungen bzw. Störungen des EMF (vgl. Hart et al., 2013b). So reagieren Vögel mit Verhaltensänderungen auf natürliche Schwankungen der Feldstärke (Southern, 1972; Keeton et al., 1974; Moore, 1977). Auch die zeitweise auftretenden Lebendstrandungen von Walen können eine Folge von Navigationsfehlern sein, die auf unregelmäßige Fluktuationen der Totalintensität (z. B. nach magnetischen Stürmen oder bei einem Aufenthalt in magnetischen Tälern) zurückzuführen sind (Klinowska, 1988; Vanselow & Ricklefs, 2006). Selbst vegetative Funktionen und das Verhalten des Menschen (Dimitrova et al., 2004; Berk et al., 2006) bleiben von Schwankungen des EMF nicht unbeeinflusst.

Neben den natürlichen Schwankungen des EMF, denen ein Tier ausgesetzt ist, gibt es aber auch die Möglichkeit das natürliche Magnetfeld künstlich zu beeinflussen, was für das Studium der magnetischen Orientierung an Tieren unerlässlich ist (Wiltschko & Wiltschko, 1995). Die einfachste Form, das natürliche Magnetfeld zu beeinflussen, liegt in der Verwendung von Stabmagneten (z. B. AlNiCo-Stabmagneten, vgl. z. B. 6.2.1), die jedoch nur in unmittelbarer Nähe Einfluss auf das natürliche Magnetfeld haben und mit zunehmender Entfernung rasch ihre Wirkung verlieren. Mit stromdurchflossenen Spulen können (je nach Spulentyp, z. B. Helmholtz- oder Merrittspule) die verschiedenen Parameter (Inklination, Polarität, Intensität) des EMF getrennt oder kombiniert verändert oder abgeschirmt werden; in der Mitte des Spulenpaares ist das resultierende Feld nahezu homogen (Wiltschko & Wiltschko, 1995). In einer Mu-Metall-Kammer (auch Null-Gauss-Kammer), deren Wände aus einer Nickel-Eisen-Legierung bestehen, werden niederfrequente Felder gänzlich abgeschirmt und es kann ein Null-magnetisches Feld, d. h. eine nahezu magnetfeldfreie Umgebung geschaffen werden ([www.abschirmung.de/magnetfeld-abschirmung/null-gauss-kammer-zg1](http://www.abschirmung.de/magnetfeld-abschirmung/null-gauss-kammer-zg1)). Auch die Larmor-Frequenz, d. h. die Kreisfrequenz der Präzessionsbewegung der magnetischen Momente eines freien Elektrons, kann in einem oszillierenden Feld zu Schwankungen des Magnetfeldes beitragen. Sie ist generell abhängig von der Frequenz des lokalen magnetischen Feldes (Schmüser, 2012).

## 5 Stand der Forschung

Da die vorliegende Dissertation ein Produkt mehrerer Jahre ist möchte ich eindrücklich darauf hinweisen, dass der größte Teil des folgenden Kapitels bereits 2013 entstanden ist und ich daher nicht alle kürzlich erschienenen Arbeiten zu dem dynamischen Forschungsbereich der Magnetorezeption berücksichtigen konnte; zum Zeitpunkt der Entstehung handelte es sich jedoch um einen repräsentativen Überblick.

### 5.1 Magnetwahrnehmung

Tiere können externe Hinweise, wie das Magnetfeld der Erde, auf ganz unterschiedliche Weise zur Orientierung nutzen und nehmen dabei unbewusst bzw. weitestgehend bewusst eine Position ein, die für sie vorteilhaft ist. Dabei ist die Ausrichtung von Tieren von einer höheren Orientierungsleistung, der Kompassorientierung, zu unterscheiden. Die Unterscheidung an sich gestaltet sich jedoch häufig schwierig und ist stark abhängig von dem benutzten Versuchsdesign. Da die Untersuchungen häufig auf Verhaltensbeobachtungen beruhen, kann der zugrundeliegende Nutzen einer Ausrichtung (z. B. Heimorientierung) und die damit evtl. verbundene Fähigkeit der getesteten Tiere zur Kompassorientierung oftmals nicht eindeutig erkannt und in vielen Fällen nur spekuliert werden. Darüber hinaus kann eine Kompassorientierung unzweifelhaft als bestätigt angesehen werden, wenn die Tiere z. B. nach einer Verfrachtung ihre augenblickliche Position bestimmen und die Ortsverschiebung kompensieren können, sodass sie ihre ursprüngliche Route beibehalten bzw. fortsetzen können.

#### 5.1.1 Magnetische Ausrichtung (*alignment*)

Die Ausrichtung eines Körpers in/an einem Magnetfeld repräsentiert neben der Magnetotaxis, der Bewegung entlang der Feldlinien, die einfachste, spontane, gerichtete Antwort auf ein geomagnetisches Feld. Von *alignment* ist die Rede, wenn Organismen in einem bestimmten Winkel (parallel, senkrecht oder anderweitig) zu den magnetischen Feldlinien ausgerichtet sind, ohne dabei einem bestimmten Ziel zugewandt zu sein (Begall et al., 2013). Nach einer Ortsverschiebung behalten sie ihre präferierte Ausrichtung bei. Die magnetische Ausrichtung führt oft zu einer bimodalen oder quadrimodalen Orientierung, da die Organismen dazu tendieren, ihre Körper senkrecht oder parallel zu den Feldlinien auszurichten und ist

insbesondere bei ruhenden Tieren vorhanden, wenn die Körperorientierung unbeeinflusst von anderen Faktoren ist (Begall et al., 2013). Vereinzelt tritt *alignment* jedoch auch bei aktiven Verhaltensweisen wie z. B. dem Schwänzeltanz von Bienen (Lindauer & Martin, 1968; Gould, 1980) dem Mäusen von Rotfüchsen (Červený et al., 2011) oder unter bestimmten Bedingungen bei Reviermarkierung und Defäkation bei Hunden (Hart et al., 2013b) auf.

*Alignment* kann in passive und aktive Ausrichtung unterteilt werden. Die passive Ausrichtung ist z. B. bei magnetotaktischen Bakterien, *Magnetospirillum gryphiswaldense* und *Magnetobacterium bavaricum*, zu finden (Blakemore, 1975). Diese Bakterien besitzen zwei lineare Ketten von jeweils 5-10 eisenhaltigen Organellen, sog. Magnetosome, die magnetische Kristalle beinhalten, welche als einfache Kompassnadeln agieren und die Bakterien passiv parallel zu den magnetischen Feldlinien des EMF ausrichten. Das magnetische Moment dieser Ketten ist lang genug, um die Bakterien durch die Ausrichtung der Magnetosome zum EMF so zu drehen, dass sie in für sie günstige, mikroaerophile, tiefe Bereiche des Wassers gelangen. Sogar tote Bakterien werden aufgrund ihres magnetischen Moments passiv ausgerichtet. Bei der passiven Ausrichtung orientieren sich 100% der Organismen an den Feldlinien, während bei der aktiven Magnetfeldausrichtung nur ca. zwei Drittel der Tiere innerhalb der untersuchten Gruppen selbst, d. h. aktiv, auf die Feldlinien antworten (Wiltschko & Wiltschko, 1995).

Obwohl die Ausrichtung von Tieren an den Feldlinien des EMF seit Mitte des letzten Jahrhunderts bekannt ist (Wiltschko & Wiltschko, 1995), ist sie jedoch bis zum heutigen Zeitpunkt weniger gut erforscht als die Magnetkompassorientierung und ihre biologische Funktion sowie ihre adaptive Bedeutung für die sensitiven Organismen bleiben rätselhaft und lassen lediglich Spekulationen zu. So könnten die Tiere „ihren Körper durch aktives Ausrichten in Bezug auf eine strukturierte Umwelt räumlich so orientieren, dass sie die für sie möglichst optimalen Lebensbedingungen aufsuchen. Optimale Lebensbedingungen können in diesem Zusammenhang durch hohe Nahrungsverfügbarkeit, geringes Räuberrisiko; Verfügbarkeit von Paarungspartnern oder die Homöostasis der basalen Grundfunktionen charakterisiert sein.“ (Kappeler, 2006). Möglicherweise sparen die Tiere mit dieser Ausrichtung auch Energie, sie empfinden sie als bequem oder erhöhen ihre Chance, an neue Informationen zu kommen (Begall et al., 2013). Im Fall der selbst untersuchten Großsäuger (siehe Kapitel 8), soll an späterer Stelle noch einmal auf den potenziellen Nutzen des *alignment*-Verhaltens eingegangen werden. Eine Ausrichtung am magnetischen Feld bedeutet nicht zwangsläufig, dass das Tier auch zu einer magnetischen Kompassorientierung bei der

Überwindung größerer Distanzen in der Lage ist. Nichtsdestotrotz beinhaltet die Magnetausrichtung eine Form von Magnetfeldwahrnehmung.

### 5.1.2 Magnetische Kompassorientierung

Bei der Orientierung innerhalb des *home range* von Tieren spielt das EMF eine wichtige Rolle und einige Autoren vermuten, dass sich der Magnetkompass zur Orientierung in eben diesem Bereich entwickelt hat (Wiltschko et al., 2007a). *Homing* bezeichnet die Fähigkeit von Tieren nach einer Ortsverfrachtung wieder nach Hause zu finden, ohne dabei bekannte Landmarken oder Hinweise, die vom Ziel ausgehen, zu nutzen oder Kenntnis von der Verfrachtungsrouten zu haben (Phillips et al., 1995).

Um die Richtung des Zielortes bestimmen zu können, müssen externe Bezugsgrößen und bestimmte Orientierungsfähigkeiten vorhanden sein, die, wenn das Ziel nicht direkt wahrnehmbar ist, Navigationsprozesse voraussetzen. Dabei können die Inklination und/oder die Intensität des EMF Hinweise auf die Position des Tieres geben und sind mit einer Karte vergleichbar, während der magnetische Vektor mit seiner Richtungsinformation als Kompass fungieren kann. Mit diesem Karte-Kompass-Prinzip (vgl. Marhold, 1995) ausgestattet können die Tiere, die zur Magnetwahrnehmung fähig sind, auch nach einer Verfrachtung an einen ihnen zuvor fremden Ort, ihren Standpunkt und die neu ermittelte Richtung zum Ziel bestimmen. Die Tiere nutzen also den magnetischen Vektor zur Richtungsfindung bei der Fernorientierung. Um von einer Magnetkompassorientierung sprechen zu können, dürfen Richtungsinformationen alleine von den magnetischen Parametern herrühren, was bedeutet, dass alle anderen externen Faktoren (z. B. Landmarken) für die Orientierung ausgeschlossen werden müssen. Streng genommen kann jedoch nur dann davon ausgegangen werden, dass nur das Magnetfeld für die Orientierungsleistung verantwortlich ist, wenn eine Änderung des Feldes eine entsprechende Änderung des Verhaltens bewirkt. Bei der echten magnetischen Kompassorientierung bestehen im Gegensatz zum *alignment* keine Präferenzen für bestimmte markante Richtungen.

Die Vorteile, die die Kompassorientierung gegenüber anderen Orientierungsmechanismen bietet, liegen auf der Hand. Zum einen ist der Magnetsinn z. B. bei Vögeln angeboren und muss, im Gegensatz zu einem auf Gestirnen basierenden Kompass, nicht erst erlernt und durch Erfahrung perfektioniert werden (Finney, 1995). Zum anderen stellt das verlässliche und allgegenwärtige Magnetfeld der Erde verglichen mit dem



Sonnenkompass (Wanderung der Sonne wird mit der inneren Uhr verrechnet) oder dem Sternenkompas (Richtung wird aus der Konfiguration der Sternbilder abgeleitet) zu jeder Tages- und Nachtzeit Informationen bereit, die zur Richtungsfindung genutzt werden können. In Abwesenheit von Sonne, Mond und Sternen ist der nicht-visuelle Magnetkompass hilfreich. Die unterschiedlichen Kompasssysteme können redundant genutzt werden oder der gegenseitigen Kalibrierung dienen. Die Kalibrierung des Magnetkompasses an Gestirnen oder das Umschalten von einem auf den anderen Kompass ist sinnvoll, wenn man die langsam fortschreitende Wanderung der Magnetpole bedenkt und ist vor allem bei Tieren notwendig, die auf ihren Wanderungen große Distanzen zurücklegen und dabei den Äquator passieren. Alleine auf magnetische Feldinformationen zu vertrauen, würde an dieser Stelle zu einem Orientierungsproblem führen. Welches der den Tieren zur Verfügung stehenden Systeme nun das präferierte System ist, ist jedoch umstritten.

## **5.2 Kompasssysteme**

Bei der Magnetkompassorientierung können die verschiedenen Parameter des EMF zur Richtungsbestimmung separat genutzt werden, sodass sich daraus unterschiedliche Kompasssysteme ergeben.

### 5.2.1 Polaritätskompass

Ein Polaritätskompass stattet ein sensibles Tier mit einer Richtungsinformation aus, die es ihm ermöglicht, von überall auf der Welt zu den Polen zu finden und zwischen Nord- und Südpol zu unterscheiden. Lediglich die Pole selbst bieten keine Richtungsinformation. Eine künstlich herbeigeführte Umpolung der Vertikalkomponente führt bei gleichbleibender Polarität zu einer Änderung des Feldlinienverlaufs. Bei Tieren, die mit einem Polaritätskompass ausgestattet sind, bleibt das angeborene Orientierungsverhalten bzw. die präferierte Richtungstendenz der Organismen (z. B. Graumulle, Fledermäuse, Lachse) trotzdem bestehen. Auch ein horizontales magnetisches Feld (ohne vertikale Information) beeinflusst das Orientierungsverhalten nicht, während das Fehlen horizontaler Richtungsinformationen (Vertikalfeld) dazu führt, dass keine gerichtete Orientierung mehr erkennbar ist.

### 5.2.2 Inklinationskompass

Im Gegensatz zum Polaritätskompass und unserem technischen Kompass ermöglicht der Inklinationskompass den Tieren nicht, zwischen Nord und Süd zu unterscheiden. Der Steilheitsgrad der magnetischen Feldlinien gibt jedoch Aufschluss, ob sich der Organismus polwärts (Inklinationswinkel wird steiler) bzw. äquatorwärts (Inklinationswinkel wird flacher) bewegt. Aus Richtung des Äquators, an welchem die Feldlinien parallel zur Erdoberfläche laufen, nimmt der Inklinationswinkel in Richtung der Pole zu (mit unterschiedlichen Vorzeichen). Auf eine Inversion der Vertikalkomponente reagieren Tiere, die mit einem Inklinationskompass ausgestattet sind, mit einer Änderung ihres Orientierungsverhaltens; das Fehlen der vertikalen Information führt zu Desorientierung (Wiltschko & Wiltschko, 1995). Im Gegensatz dazu wird der Inklinationskompass nicht von Magnetfeldumkehrungen beeinträchtigt und funktioniert sowohl auf der nördlichen als auch auf der südlichen Hemisphäre. In Anbetracht der Tatsache, dass es im geschichtlichen Verlauf wiederholt zu Umpolungen des EMF kam, d. h. zu Umkehrungen der Polarität ohne Änderung des Feldlinienverlaufs, bietet ein Kompasssystem, das auf der Inklination des Magnetfeldes beruht, eine beständige Orientierungsquelle (Wiltschko & Wiltschko, 2005).

## **5.3 Mechanismen der Magnetorezeption**

Die Frage, wie die sensiblen Tiere an die erforderlichen Informationen des EMF gelangen, beschäftigt Wissenschaftler seit Anbeginn der Magnetfeldforschung. Die Theorien über die unterschiedlichen Mechanismen, die der Magnetorezeption potenziell zugrunde liegen, sind sehr komplex. An dieser Stelle werden die Modelle der Magnetorezeption vorgestellt, die bei terrestrischen Tieren vorkommen (Radikal-Paar-Mechanismus und Magnetit-Hypothese). Der Induktionsmechanismus, der nur Meeresbewohnern vorbehalten ist, wird hier nicht erläutert.

### 5.3.1 Wahrnehmung basierend auf magnetisierten Partikeln

Bei den magnetisierten Partikeln handelt es sich um Magnetit ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ), ein eisenhaltiges Mineral, das zusammen mit Ferrihydrit z. B. in Vertebraten vorkommt. Viele Organismen, einschließlich des Menschen, erzeugen das härteste und am häufigsten vorkommende biogene Mineral, welches sich von dem durch geologische Prozesse geformten Magnetit stark unterscheidet. Dennoch bedeutet die Existenz von Magnetit in Geweben nicht, dass dieses Gewebe in die Magnetorezeption involviert ist. So wurden z. B. magnetische Partikel in Hirn,

Leber, Milz und Herz von Menschen gefunden (Schultheiss-Grassi et al., 1997; Schultheiss-Grassi & Dobson, 1999), obwohl Kompassorientierung nie wirklich nachgewiesen werden konnte (siehe Kapitel 5.5.6). Ansammlungen von Magnetit im menschlichen Gehirn konnten jedoch mit der Alzheimer-Erkrankung in Verbindung gebracht werden (Hautot et al., 2003) und auch in menschlichen Nervenzellen konnten magnetische Partikel nachgewiesen werden, die vermutlich mit neurodegenerativen Krankheiten korrelieren (vgl. Huang, 2012). Darüber hinaus wird vermutet, dass Magnetit, das im menschlichen Hirn zu finden ist, ein Bestandteil des Mechanismus ist, der für die Wahrnehmung, Vermittlung und Archivierung magnetischer Signale verantwortlich ist, die im zerebralen Neocortex erzeugt werden (Banaclocha et al., 2010). Die Verteilung von Single-Domain-Magnetit (SD) scheint eine grundlegende Rolle bei der Speicherung und dem Wiederabrufen von Informationen im Langzeitgedächtnis zu spielen (Banaclocha et al., 2010).

Magnetit besitzt die höchste elektrische Leitfähigkeit von allen zellulären Mineralien und interagiert viel stärker mit externen magnetischen Feldern als irgendein anderes biologisches Material (Kirschvink et al, 1992). Die Partikel richten sich selbst im Magnetfeld aus und die induzierten Bewegungen als Antwort auf dieses befähigen sensible Organismen auf die Intensität und Richtung des EMF zu reagieren; sogar geringe Änderungen eines externen Magnetfeldes können schnell wahrgenommen werden (Eder et al., 2012). Der Hirnnerv Nervus ophthalmicus leitet ein Signal weiter und ein Druck auf (Mechano-) Rezeptoren wird ausgeübt, was z. B. die Öffnung von sensitiven transmembranen Ionenkanälen zur Folge hat, welche dann wiederum viele andere zelluläre Prozesse beeinflussen (Kirschvink et al, 1992).

In Organismen existieren meist nur wenige Mikrogramm dieses Materials, jedoch besteht ein Gramm Magnetit bereits aus vielen Millionen Kristallen (Kirschvink et al., 1992), die in bestimmten Zellorganellen, den Magnetosomen, gebildet werden. Die magnetischen Eigenschaften sind abhängig von der Größe (und Form) der ferromagnetischen Partikel. Durch Kettenverlängerung kann superparamagnetisches Magnetit ( $<400 \text{ \AA}$ ) in SD ( $400\text{-}1200 \text{ \AA}$ ) und wiederum in Multi-Domain-Magnetit ( $>1200 \text{ \AA}$ ) übergehen; Interaktionen mit dem EMF haben Einfluss auf die Umformungsgröße der Kettenlängen (Muxworthy & Williams, 2009). Sind die Kristalle, die einzeln nicht stark genug sind, in Ketten arrangiert, können sich ihre individuellen Drehmomente linear summieren (Diebel et. al, 2000). Für die Wahrnehmung und Antwort auf externe Magnetfelder sind die mittelgroßen, permanent magnetisierten SD-Kristalle am geeignetsten. SD richtet sich mit den Feldlinien aus, wenn es

frei rotieren kann. Das magnetische Moment der Rezeptorzellen scheint größer zu sein als bislang vermutet; es ist nicht nur in der Lage die Richtung von magnetisch Nord wahrzunehmen, sondern auch aus geringen Schwankungen von Intensität und Richtung des Feldes Informationen zu gewinnen, die die Position betreffen (Eder et al., 2012). Der auf Magnetit beruhende Mechanismus kann, im Gegensatz zur Induktion oder dem Biradikal-Modell, auf Totalintensitäten unter 1% reagieren und generell gilt: je mehr Magnetit vorhanden ist, desto sensibler reagiert das Tier auf Änderungen des magnetischen Parameters. Die Perzeption von Magnetfeldern durch Magnetit ist lichtunabhängig und bietet daher in z. B. subterranem Habitat eine echte Alternative zu dem lichtabhängigen Kompasssystem, das auf Biradikalen beruht.

Die Idee, dass permanent magnetisches Material in die Magnetwahrnehmung von Tieren involviert sein könnte, wurde erstmals 1945 von Gustaf Ising geäußert. Da er dieser Idee jedoch nicht experimentell nachgehen konnte, war es zuerst Lowenstam (1962), der Magnetit in den Zähnen der Radula von Käferschnecken nachweisen konnte. Auch die Lagna des Innenohrs wird als Sitz für den magnetithaltigen Rezeptor vorgeschlagen (Wu & Dickman, 2011). Das von Fleissner et al. (2003) vermutete superparamagnetische Magnetit in Nervenendigungen im Oberschnabel von Brieftauben konnte einer genaueren Betrachtung jedoch nicht standhalten. Treiber et al. (2012) konnten zeigen, dass es sich dabei um Ferritin-haltige Makrophagen mit diffuser Verteilung und nicht um Magnetitkristalle an sechs geordneten Stellen in Dendriten handelt. Jüngste Studien konnten nun bei Tauben die Existenz eines Ferritin-haltigen Organells nachweisen, von dem sich jeweils ein einzelnes in den Haarzellen von Lagna und Vestibularorgan befindet (Lauwers et al., 2013) und den Siderosomen der Makrophagen ähnelt. Während diese Struktur, die als Mediator der magnetischen Wahrnehmung angesehen wird, in vielen Vögeln vorhanden ist, wurde sie bei den untersuchten Nagetierarten und Menschen nicht gefunden.

Bislang konnte Magnetit also bei magnetotaktischen Bakterien (Blakemore, 1975), Vertretern der Käferschnecken (z. B. Lowenstam, 1962), Krebstieren (z. B. Lohmann, 1984; Buskirk & O'Brien, 1985), Insekten (z. B. Gould et al., 1978; Jones & MacFadden, 1982; Maher, 1998; Acosta-Avalos et al., 1999), Knorpel- und Knochenfischen (z. B. O'Leary et al., 1981; Walker et al., 1984; Walker et al., 1997; Diebel et al., 2000; Hellinger & Hoffmann, 2009, 2012), Amphibien (z. B. Brassart et al. 1999; Phillips et al., 2002), Schildkröten (Perry et al., 1985), Vögeln (z. B. Walcott et al., 1979; Williams & Wild, 2001; Beason & Nichols, 1984; Beason & Brennan, 1986; Hanzlik et al., 2000; Winklhofer et al., 2001; Wu &

Dickman, 2011; Lauwers et al, 2013; Holland & Helm, 2013) und Säugetieren (z. B. Mather & Baker, 1981; Buchler & Wasilewski, 1985; Kirschvink et al., 1992; Thalau et al., 2006; Wang et al., 2007; Holland et al, 2008; Tian et al., 2010; Schultheiss-Grassi et al., 1997; Schultheiss-Grassi & Dobson, 1999) nachgewiesen werden.

Der Nachweis von biogenem Magnetit gestaltet sich zum Teil schwierig (vgl. aber ex vivo-Technik, Eder et al., 2012), da die ferromagnetischen Partikel sehr klein sind und im gesamten Körper eines Organismus (z. B. fest verankert in der Zellmembran (Eder et al., 2012)) verstreut sein können; darüber hinaus können sie auch als Nebenprodukt verschiedener biologischer Prozesse auftreten. Zur Überprüfung des Vorhandenseins von Magnetit wird eine Puls-Remagnetisierung gemacht, bei der ein kurzer ( $<5$  ms), relativ starker (0,5 T) Puls eine Änderung der Anordnung der Magnetit-Kristalle bewirkt. Falls sich die Organismen danach anders ausrichten, bedeutet es, dass ferromagnetisches Material vorhanden ist (Kirschvink et al., 2001; Wiltschko & Wiltschko, 2012). Oszillierende Magnetfelder im MHz-Bereich stören den auf Magnetit basierenden Magnetkompass nicht und können somit ein nützliches Werkzeug sein, um den zugrundeliegenden Mechanismus der Magnetperzeption zu identifizieren (Thalau et al., 2006). Jüngste Experimente zeigten jedoch, dass scheinbar nicht alle Individuen, in denen das ferromagnetische Magnetit vermutet wird, mit einem geänderten Orientierungsverhalten reagieren (Holland & Helm, 2013). Während das Orientierungsverhalten von adulten Rotkehlchen, *Erithacus rubecula*, von einem magnetischen Puls gestört wird, bleiben juvenile Vögel bei ihrem Zug in die Überwinterungsgebiete von dieser Behandlung unbeeinflusst, was darauf schließen lässt, dass ein Kompasssystem, basierend auf ferromagnetischem Material, lediglich bei erfahrenen Vögeln eine Rolle spielt.

Die Sensitivität gegenüber einem Magnetfeld und das gleichzeitige Auftreten von ferromagnetischem Mineral lassen auf einen evolutionär sehr alten Ursprung von Magnetorezeption schließen (Galland & Pazur, 2005). Langzeitvariationen des magnetischen Feldes sind angesichts der Tatsache, dass genetische Informationen von Generation zu Generation weitergegeben werden, somit nicht länger geringfügig.

### 5.3.2 Wahrnehmung über Photopigmente – das Radikal-Paar-Modell

Das Radikal-Paar-Modell wurde erstmals von Schulten und Windemuth (1986) aufgestellt und später von Ritz et al. (2000) detailliert beschrieben. Es handelt sich dabei um einen chemischen, lichtabhängigen Transduktionsprozess, bei dem Makromoleküle durch Photonen des sichtbaren Lichts energetisch angeregt werden und in einer anschließenden Reaktion Informationen über die Richtung des Magnetfeldes liefern. Bei der Redox-Reaktion überträgt ein Donormolekül zunächst ein Elektron auf ein Akzeptormolekül, sodass ein Biradikal (Paar von ungepaarten Elektronen) vorliegt. Abhängig von der Spinrichtung der beiden freien Elektronen befindet sich ein Radikal-Paar entweder im Singulett-Zustand (antiparaller Spin) oder im Triplett-Zustand (Ritz et al., 2000). Das dynamische Gleichgewicht zwischen beiden Zuständen ist abhängig vom Magnetfeld in der Umgebung der freien Elektronen des Radikal-Paares. Dieses setzt sich zusammen aus dem internen Magnetfeld (magnetisches Moment des Kernspin) des Moleküls und externen Feldern wie beispielsweise dem EMF. Hierdurch ergibt sich, dass die Ausrichtung des Sensor-Moleküls im EMF Einfluss auf die Singulett-Triplett-Umwandlung nehmen kann, sofern die Lebenszeit des Radikal-Paares ausreicht (mindestens 1  $\mu$ s). Je nach Abundanz von Singulett- und Triplett-Paaren kommt es zur Bildung verschiedener Reaktionsprodukte.

Zunächst wurden die Sehpigmente Rhodopsin, Iodopsin und andere Moleküle als mögliche Rezeptoren diskutiert. Bei dem grundlegend verantwortlichen Photorezeptor handelt es sich jedoch nach neuester Erkenntnis um das Flavoprotein Cryptochrom, ein photosensitives Protein, das auch bei circadianen Rhythmen von Pflanzen und Tieren eine große Rolle spielt und bei Wirbeltieren über Lichtanregung Biradikale formen kann. Der Sitz der Photorezeptoren wurde in der Retina von Vögeln, aber auch im Pinealorgan vieler anderer Tiere lokalisiert. Bei dem Radikal-Paar-Modell handelt es sich folglich um eine Verbindung zwischen visuellem System oder Epiphyse und Magnetperzeption. Die Tiere sind vermutlich in der Lage, die Richtung von magnetisch Nord zu "sehen", da es als ein sichtbares Muster auf das Bild der Umgebung aufgetragen werden könnte (Solov'yov et al., 2010).

Die Wellen (MHz-Bereich) oszillierender Felder im niedrigen Radiofrequenzbereich besitzen ungefähr die gleiche Energie, die auch von Interaktionen des EMF mit den Spinkopplungen der Elektronen ausgeht und stören daher die Singulett-Triplett-Umwandlung und folglich die Kompassorientierung.

## 5.4 Magnetorezeptoren

Die Suche nach einem geeigneten Magnetfeldrezeptor gestaltet sich schwierig, da das magnetische Feld ungehindert und nur mit geringfügiger Abwandlung in biologisches Gewebe ein- und den gesamten Körper durchdringt, sodass die winzigen Rezeptoren überall im Organismus verstreut sein und in irgendeiner Struktur innerhalb des Körpers liegen können. Um Stimuli des Magnetfeldes wahrzunehmen, müssen die Rezeptoren mit der externen Umwelt in Kontakt treten (Johnson & Lohmann, 2005). Da die Tiere unterschiedliche Parameter des EMF zur Orientierung nutzen, ist es möglich, dass unterschiedliche Rezeptoren für unterschiedliche Orientierungsleistungen verantwortlich sind (Wiltschko & Wiltschko, 2005). Innerhalb der Vertebraten konnten Magnetorezeptoren in der Cornea (Wegner et al., 2006), Retina (Möller et al., 2004), Schnabel (Hanzlik et al., 2000; Fleissner et al., 2003; Falkenberg et al., 2010), Nase (Beason & Nichols, 1984; Beason & Brennan, 1986) und Innenohr (Harada et al., 2001; Wu & Dickman, 2012) nachgewiesen werden.

## 5.5 Magnetorezeption bei Vertebraten

Obwohl sowohl eine Ausrichtung am EMF als auch eine magnetische Kompassorientierung bei einigen Invertebraten nachgewiesen werden konnte (z. B. Becker, 1976; Lindauer & Martin, 1973), soll an dieser Stelle nur auf die Magnetorezeption bei Wirbeltieren eingegangen werden. Organismen können zwei unterschiedliche Informationen aus dem Magnetfeld der Erde herauslesen. Basierend auf dem Kramer'schen Karte-Kompass-Modell (vgl. Marhold, 1995) bietet das magnetische Feld Kompassinformationen, die es dem Tier ermöglichen eine bestimmte Richtung einzuschlagen und beizubehalten und Informationen, die aktuelle Position (Karte) betreffend, auszulesen. Die Auswertung eines im Magnetfeld gezeigten Verhaltens (*alignment* vs. Kompassorientierung) ist oftmals mit Schwierigkeiten verbunden. So muss z. B. auf Basis der Versuchsanordnung analysiert werden, ob es sich um eine spontane oder zielgerichtete Verhaltensäußerung handelt und ob die Orientierung des Tieres abhängig von Änderungen des Magnetfeldes ist. Ein Magnetkompass konnte mittlerweile in fast allen Wirbeltierklassen demonstriert werden und ist in eine Vielzahl von Verhaltensweisen involviert wie z. B. angeborene Zugrichtungen, *homing* und Nestbaupräferenzen.

### 5.1.1 Knochenfische

Innerhalb der Knochen- und Knorpelfische wurde für viele Arten eine Wahrnehmung des magnetischen Feldes nachgewiesen.

Eine Ausrichtung am EMF konnte zuallererst an Goldfischen, *Carassius carassius auratus*, unzweifelhaft nachgewiesen werden, welche sich in Ruheposition entlang der magnetischen Kardinalachsen anordnen (Becker, 1974). Auch der europäische Aal, (*Anguilla anguilla*, Tesch & Lelek, 1973), die Regenbogenforelle, *Oncorhynchus mykiss* (früher: *Salmo gairdneri*, Chew & Brown, 1989) und der Zebraährbling (*Danio rerio*, Takebe et al., 2012) zeigen ein solches Verhalten. Die bimodale Ausrichtung von *D. rerio* ist darüber hinaus unabhängig vom Geschlecht, Alter oder einer verwandtschaftlichen Beziehungen der Tiere untereinander und schlägt sich stattdessen in gruppenspezifischem Orientierungsverhalten nieder, was auf eine genetisch determinierte Richtungspräferenz schließen lässt (Takebe et al., 2012). Hart et al. (2012) konnten zeigen, dass auch Karpfen, *Cyprinus caprio*, eine spontane Präferenz für Norden bzw. Süden haben.

Für einige Arten konnte (zusätzlich) auch ein Magnetkompass erfolgreich beschrieben werden. So bevorzugen die stationäre Phase des Europäischen Aals (*Anguilla anguilla* L., van Ginneken et al., 2005) und der Rotlachs (*Oncorhynchus nerka*, Quinn, 1980; Quinn et al., 1981) eine Richtung, die ihrer natürlichen Wanderrichtung entspricht. Innerhalb der Migrationsphase von z. B. *O. nerka* konnte darüber hinaus eine Prägung auf magnetische Hinweise nachgewiesen werden (Putman et al., 2013); auch wenn diese Tiere die finale Phase ihrer bis zu tausenden von Kilometern langen Wanderung zu den Laichgewässern mit Hilfe olfaktorischer Hinweise finden, so ist die Richtung bis dorthin von magnetischen Informationen vorgegeben.

Hellinger und Hoffmann (2009) konnten zeigen, dass die Regenbogenforelle, *O. mykiss*, zur Wahrnehmung mehrerer Parameter des EMF und somit auch zu umfangreichen Navigationsprozessen in der Lage ist, was bereits früher vermutet worden war (Chew & Brown, 1989). Die Tiere reagieren mit einem verlängerten Intervall zwischen zwei Herzschlägen auf einen aversiven magnetischen Stimulus (Hellinger & Hoffmann, 2009, 2012); der Konditionierungseffekt blieb auch unter kurzweiligem Licht und in völliger Dunkelheit bestehen. Die Autoren konnten zeigen, dass Magnetit, das über das trigeminale Nervensystem vermittelt wird (Walker et al., 1997; Diebel et al., 2000), eine Rolle in den Wahrnehmungsprozessen der Magnetfeldparameter Intensität/Inklination spielt und eine weitere lichtunabhängige Struktur, möglicherweise das Gleichgewichtsorgan, verantwortlich



für die Wahrnehmung der Richtung ist (Hellinger & Hoffmann, 2012). Walker et al. (1997) konnten Zellen, die eisenhaltiges Material beinhalten, in der Nase von *O. mykiss* nachweisen. Auch im Gewebe von *T. albacare* wurde SD-Magnetit gefunden (Walker et al., 1984); nichtsdestotrotz kann noch nicht mit Bestimmtheit gesagt werden, dass die Magnetwahrnehmung auf den magnetisierten Partikeln beruht.

Auch der Japanische Aal (*Anguilla japonica*, Nishi et al., 2004), der Felsenbarsch (*Sebastes inermis*, Nishi & Kawamura, 2006), die Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*, Walker et al., 1997; Haugh & Walker, 1998) und der Gelbflossenthunfisch (*Thunnus albacares*, Walker, 1984) reagieren sensitiv auf ein Magnetfeld und sind zur Diskriminierung verschiedener magnetischer Intensitäten befähigt, was ebenfalls mithilfe eines (Herzschlag-) Konditionierungstest gezeigt werden konnte.

Mit negativer Verstärkung in Form von schwachen Stromstößen konnte *Tilapia zillii*, ein Fisch aus der Familie der Buntbarsche (Shcherbakov et al., 2005) und der Zebraäbrbling (*Danio rerio*, Ward et al., 2014), auf ein schwaches Magnetfeld konditioniert werden. *D. rerio* ist jedoch auch in der Lage starke (4,7 T- 11,7 T), statische Magnetfelder wahrzunehmen, was sich in einem schnelleren oder gekräuselteren Schwimmverhalten äußert; dieses Verhalten ist genetisch determiniert und scheint über den Vestibularapparat vermittelt zu werden (Ward et al., 2014).

### 5.5.2 Amphibien

Viele Amphibien sind in der Lage das Magnetfeld der Erde und seine Parameter wahrzunehmen. Magnetische Hinweise werden dabei sowohl beim *homing* als auch bei der Orientierung in Richtung tieferer Gewässer bzw. in Richtung einer Küste (y-Achsen-Orientierung) genutzt. Für das *homing* werden sowohl Karte als auch Kompass gebraucht, während die y-Achsen-Orientierung mit den Richtungsinformationen auskommt, die der Kompass-Schritt liefert. Auch wenn letztendlich olfaktorische Hinweise genutzt werden, um den Brutteich wiederzufinden, so ist der Magnetkompass hilfreich, wenn dazu erst einmal größere Distanzen überbrückt werden müssen.

Der Höhlensalamander, *Eurycea lucifuga*, konnte darauf trainiert werden das Magnetfeld der Erde als Referenz bei der Orientierung zu nutzen, nachdem er einmal eine räumliche Beziehung zu seiner neuen Umwelt hergestellt hatte (Phillips, 1977). Auch der grünliche Wassermolch (*Notophthalmus viridescens*, Phillips, 1986a), der Alpensalamander

(*Triturus alpestris*, Diego-Rasilla, 2003) und Larven des spanischen Wassermolches *Lissotriton boscai* (ehemals *Triturus boscai*, Rodríguez-García & Diego-Rasilla, 2006), sind in der Lage die Richtung einer y-Achse zu erlernen und sich an dieser zu orientieren.

Bei der y-Achsen-Orientierung nutzt *N. viridescens* ausschließlich den axialen Inklinationskompass, der auf einem lichtabhängigen Radikal-Paar-Mechanismus beruht; der verantwortliche Photorezeptor konnte im Pinealorgan nachgewiesen werden (Deutschlander et al., 1999). Beim Heimfinden bzw. beim Zurücklegen von Strecken längerer Distanzen vertraut dieser Molch zusätzlich auf den lichtunabhängigen Polaritätskompass, dessen polare Hinweise benötigt werden, um zusätzlich die notwendige Karte erstellen zu können (Phillips, 1986b; Phillips & Borland, 1992a; Brassart et al., 1999).

Die Tatsache, dass die magnetische Kompassorientierung bei *N. viridescens* und *T. alpestris* bei dämmerigem Licht bzw. mit Hilfe der Gestirne, aber nicht in totaler Dunkelheit möglich ist (Phillips & Borland, 1992b; Diego-Rasilla, 2003), zeigt, dass, obwohl ein auf Magnetit beruhender Rezeptor die polaren Hinweise des EMF vermittelt, die Kompassorientierung aber generell lichtabhängig ist (Diego-Rasilla, 2003). Unter langwelligem Licht  $> 500$  nm ist *homing* bei *N. viridescens* nicht mehr möglich (Phillips & Borland, 1994); die Tiere zeigen eine bimodale Orientierung in Richtung der Nord-Süd-Achse, die jedoch weder mit der Heimrichtung der Tiere noch mit der Richtung der nächsten Küste übereinstimmt (Phillips et al., 2002) sondern um  $90^\circ$  gegen den Uhrzeigersinn gedreht ist. Es handelt sich um eine feststehende magnetische Orientierung im EMF (*alignment*), die durch Rezeptoren vermittelt wird, die Magnetit beinhalten (Phillips et al., 2002). Wie *N. viridescens* (Schlegel, 2007) zeigt auch *T. alpestris* eine spontane Ausrichtung an den magnetischen Feldlinien, welche, im Gegensatz zur Kompassorientierung, auch in völliger Dunkelheit funktioniert und einer entsprechenden Verschiebung unterliegt, wenn die magnetische Polarität umgekehrt wird (Schlegel & Renner, 2007).

Auch bei Froschlurchen konnte eine Sensitivität gegenüber dem Magnetfeld der Erde nachgewiesen werden. Bei Kaulquappen des Amerikanischen Ochsenfrosches, *Rana catesbeiana* (Synonym: *Lithobates catesbeianus*; Freake et al., 2002; Freake & Phillips, 2005), des Grasfrosches, *Rana temporaria* (Diego-Rasilla et al., 2013), und des Iberischen Wasserfrosches, *Pelophylax perezi* (Diego-Rasilla & Phillips, 2007; Diego-Rasilla et al., 2010), konnte ein licht- bzw. wellenlängenabhängiger Effekt der y-Achsen-Orientierung beobachtet werden. Tiere, die unter dem vollständigen Lichtspektrum trainiert und getestet wurden zeigten eine normale Orientierung, während unterschiedliche Lichtbedingungen bei

Training und Test zu einer 90°-Verschiebung und bimodalen Orientierung führten (Diego-Rasilla et al., 2013). Der Magnetkompass dieser Tiere ist lichtabhängig, auch wenn der verantwortliche Photorezeptor (Parapinopsin oder Cryptochrom) noch nicht eindeutig identifiziert werden konnte (Diego-Rasilla et al., 2013).

Demnach ist innerhalb der Klasse der Amphibien die Magnetkompassorientierung von einem schmalen Wellenlängen-Bereich am kurzen Ende des Lichtspektrums abhängig. Im Pinealorgan der sensiblen Tiere konnte kein Magnetit nachgewiesen werden (Nishimura et al., 2010), sodass die Rezeptoren für den Radikal-Paar-Mechanismus im äußerst lichtempfindlichen „dritten Auge“ von Molchen und dem Stirnorgan von Fröschen vermutet werden (Deutschlander et al, 1999; Diego-Rasilla et al., 2010).

Die Tatsache, dass einige Amphibien beide Kompasssysteme nutzen, wirft die Frage auf, warum sich mittels natürlicher Selektion überhaupt ein lichtabhängiger und damit ein an bestimmte Bedingungen geknüpfter Kompass durchsetzen konnte. Der Vorteil des lichtabhängigen Biradikal-Mechanismus scheint darin begründet zu liegen, dass mit seiner Hilfe nicht bloß gerichtete Informationen bereitgestellt werden, sondern dieser auch hilfreich ist bei der Erstellung eines räumlichen 3D-Koordinatensystems, welches die eigene räumliche Position, die gewünschte Zielrichtung und die zu überwindende Distanz miteinander verbindet (Phillips et al., 2010).

### 5.5.3 Schildkröten

Obwohl Schildkröten wie beispielsweise die Unechte Karettschildkröte, *Caretta caretta* (Lohmann, 1991), oder die Lederschildkröte, *Dermochelys coriacea* (Lohmann & Lohmann, 1993), die meiste Zeit ihres Lebens weit draußen im Meer verbringen, kehren sie zur Eiablage an den Strand zurück, an dem sie selber geschlüpft sind. Der angeborene Kompass basiert zum einen auf der Wahrnehmung der Inklinatation (Light et al., 1993; Lohmann & Lohmann, 1994), zum anderen konnte aber auch gezeigt werden, dass junge Karettschildkröten zwischen unterschiedlichen Intensitäten differenzieren können, denen sie während ihrer Wanderungen an den gegenüberliegenden Seiten des Atlantischen Ozeans ausgesetzt wären (Lohmann & Lohmann, 1996). Die regionalen Besonderheiten eines jeden Ortes dienen somit als Wegweiser für die Navigation und lösen eine bestimmte Schwimmrichtung aus (Lohmann et al., 2001).

Andere Experimente haben gezeigt, dass die Tiere in der Lage sind aus ihrer Karte nicht nur den Breitengrad (Lohmann & Lohmann, 1994) sondern auch den Längengrad zu extrahieren und die Informationen zur Orientierung zu nutzen (Putman et al., 2011). Bei Schildkröten wird ein intensitätsabhängiges Fenster vermutet, d. h. die Tiere können sich an Magnetfelder gewöhnen, die eine andere Intensität vorweisen als bekannte Magnetfelder, wenn sie genügend Zeit darin verbringen (Fuxjager et al., 2011). Die Magnetperzeption der Schildkröten ist lichtunabhängig und funktioniert auch bei völliger Dunkelheit (Light et al., 1993; Lohmann & Lohmann, 1993). Bei Schildkröten ist ein Wechsel von magnetischen Hinweisen auf olfaktorische bekannt (Putman et al., 2013), was angesichts der zahlreichen magnetischen Anomalien, die die offene See beinhaltet, sinnvoll ist (Benhamou et al., 2011). Auch wenn eisenhaltiges Material (Magnetit) in Suppenschildkröten, *Chelonia mydas*, nachgewiesen werden konnte (Perry et al., 1985), wurde noch nicht bewiesen, dass dieses der verantwortliche und zugrunde liegende Rezeptor für die Magnetwahrnehmung ist.

#### 5.5.4 Reptilien

Alligatoren, *Alligator mississippiensis*, können sich in Abwesenheit von Landmarken mit Hilfe der magnetischen Parameter orientieren, sofern die Inklinaton keinen Fluktuationen unterliegt (Rodda, 1984). Die Fähigkeit zur Navigation scheint sich mit steigendem Alter zu verbessern.

Auch bei der Streifenköpfigen Bartagame, *Pogona vitticeps*, konnte ein Magnetkompass nachgewiesen werden, obwohl diese nicht solche kilometerlangen Wanderungen unternimmt wie z. B. die Schildkröten. *P. vitticeps* zeigt ein ausgeprägtes Anti-Prädatoren-Verhalten, wenn sie einem extrem niedrig-frequenten elektromagnetischen Feld ausgesetzt wird. Da kein Magnetit gefunden werden konnte und darüber hinaus der Effekt verschwindet, wenn das Parietalauge verdeckt wird, deutet alles auf eine lichtabhängige Magnetwahrnehmung hin (Nishimura et al., 2010).

Verfrachtungsexperimente haben gezeigt, dass dunkle Tigerpythons, *Python molurus bivittatus*, ebenfalls auf ein Karte-Kompass-Prinzip vertrauen, wenn sie größere Strecken zurücklegen müssen, um von einem unbekannten Ort die Richtung des ursprünglichen Fangortes einzuschlagen und beizubehalten (Pittman et al., 2014). Es konnte jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass neben den magnetischen Hinweisen auch andere (z. B. olfaktorische) Faktoren bei der Orientierung eine Rolle gespielt haben.

### 5.5.5 Vögel

Vögel nutzen das EMF ebenfalls nicht nur als Kompass, der angeboren (Wiltschko & Wiltschko, 1995) und hilfreich ist, um eine bestimmte Richtung zu finden, sondern auch um die räumlichen Positionsinformationen, ähnlich einer repräsentativen Karte der Umgebung, abzurufen (Mora & Bingman, 2013).

Die Magnetorientierung wurde das erste Mal für Rotkehlchen, *Erithacus rubecula*, beschrieben (Wiltschko & Merkel, 1966; Wiltschko, 1968), in den darauffolgenden Jahrzehnten folgte dann eine lange Liste anderer Vogelarten, darunter sowohl (Langstrecken-) Zugvögel als auch Standvögel (vgl. Wiltschko & Wiltschko, 2009), die den Magnetkompass zur Heimfindung oder zur Orientierung über kurze Distanzen nutzen (Keary et al., 2009).

Vögel sind mit einem Inklinationskompass ausgestattet, was bei Langstreckenziehern wie z. B. der Gartengrasmücke, *Sylvia borin*, der Küstenseeschwalbe, *Sterna paradisaea*, dem Trauerschnäpper, *Ficedula hypoleuca*, und dem Reisstärling, *Dolichonyx oryzivorus*, bei der Überwindung des Äquators nicht ganz unproblematisch ist, da der Kompass doppeldeutig wird, wenn die Feldlinien am Äquator horizontal verlaufen. Nach Passieren des Äquators müssen die Tiere ihre Migrationsrichtung im Hinblick auf den Inklinationskompass reversieren (von äquatorwärts nach polwärts), um dieselbe geografische Richtung (Süden bzw. Norden) beizubehalten (Wiltschko & Wiltschko, 1995). Das horizontale Feld scheint jedoch selbst als Trigger zu fungieren und veranlasst die Tiere von nun an in Richtung des Pols zu fliegen. Möglicherweise wechseln die Vögel auch von ihrem Magnetkompass zu einem Kompass, der sich an Sternen orientiert, bis die Inklination sich wieder in einem wahrnehmbaren und nutzbaren Bereich befindet (Wiltschko & Wiltschko, 2009).

Der Inklinationskompass der Vögel funktioniert, im Gegensatz zu dem lichtunabhängigen Kompass von Schildkröten, nicht bei völliger Dunkelheit (Stapput et al., 2008), sodass die Abhängigkeit von visuellen Hinweisen demnach kein gemeinsames Merkmal des Magnetkompasses der Wirbeltiere darstellt. Das Verhalten der Vögel ist insbesondere sehr stark von der Wellenlänge des sichtbaren Lichts abhängig und findet in einem großen Bereich des Lichtspektrums statt. Weißes Licht bietet optimale Voraussetzungen für die Orientierung von Vögeln, aber auch bei monochromatischem, kurzwelligem Licht (420-575 nm/blau-grün) können sich die Tiere gut orientieren, während langwelliges, gelb-rotes Licht (575-750 nm) zu Navigationsfehlern führt (Wiltschko et al., 2007b). Damit der Radikal-Paar-Mechanismus arbeiten kann, ist also bei diesen Tieren Licht mit Energie innerhalb eines bestimmten Grenzwertes notwendig.

Die Zugrichtung an sich ist angeboren und artspezifisch. Experimente mit Dachsammern, *Zonotrichia leucophrys gambelii*, haben gezeigt, dass vor allem juvenile Vögel auf ihr angeborenes Orientierungsprogramm vertrauen, wenn sie nicht gemeinsam mit adulten Tieren in ihre Überwinterungsgebiete ziehen. Den Jungvögeln fehlt jedoch nicht die Navigationsfähigkeit an sich, sondern das Wissen um das Ziel (Wiltschko & Wiltschko, 2012), sodass diese keine Korrektur vornehmen (können) und den Flug in die erwartete Richtung fortsetzen, während adulte Tiere korrigieren und weiter in die ursprüngliche Richtung ziehen (Thorup et al., 2007, Deutschlander et al., 2012).

Jüngste Untersuchungen an Haushühnern, *Gallus gallus*, haben gezeigt, dass sich der magnetische Kompass der Vögel erst im Lauf der Ontogenese entwickelt und ein erfolgreiches Lernen und Trainieren auf magnetische Richtungen erst erfolgreich ist, wenn die Reifung des magnetosensitiven Systems im Gehirn weit genug fortgeschritten ist (Denzau et al., 2013a). Das Gehirn-Areal Cluster N zeigt während der Navigation/des Sehens bei des nachts ziehenden Vögeln eine hohe neuronale Aktivität (Mouritsen et al., 2005), während bei Standvögeln und Tagziehern keinerlei Aktivität nachgewiesen werden konnte (Heyers et al., 2007). Für eine erfolgreiche Kompassorientierung bei Zugvögeln ist eine detailgetreue, kontrast- und konturreiche Objektbetrachtung hilfreich, was für eine Verbindung von Sehen und Magnetorezeption spricht (Stapput et al., 2010). Wenn die Tiere die Richtung des Magnetfeldes als Abbild auf der Retina „sehen“, erzeugen wohlmöglich auch unterschiedliche Intensitäten unterschiedliche Muster (Mora & Bingman, 2013).

Der Inklinationskompass der Vögel besitzt ein funktionelles, intensitätsabhängiges Fenster und funktioniert nur bei einer Totalintensität, die der des natürlichen EMF annähernd entspricht. Eine Abschwächung oder Verstärkung der Intensität um 30% äußert sich bereits in einer Desorientierung (Wiltschko et al., 2007b). Eine (reversible) Adaptation an unnatürliche Bedingungen ist jedoch möglich, wobei der ursprüngliche Funktionsbereich der Magnetfeldorientierung erhalten bleibt (Wiltschko et al., 2006). Der Kompass funktioniert also in zwei unterschiedlichen Intensitätsbereichen (wenn auch nicht intermediär) was einen Hinweis darauf liefert, dass sich dieser schon früh im Mesozoikum in gemeinsamen Vorfahren der heutigen Arten entwickelt hat (Winklhofer et al., 2013). Darüber hinaus ist bekannt, dass *C. livia* zwischen dem Vorhandensein und Nicht-Vorhandensein magnetischer Anomalien allein aufgrund der Intensität unterscheiden kann (Mora et al., 2004). Jetzt konnte gezeigt werden, dass die Tiere bei vermutlich kaum wahrnehmbaren Inklinationsunterschieden nicht nur in der Lage sind die Richtung eines Intensitätsgradienten

wahrzunehmen, sondern auch zwischen abwärts- und aufwärts gerichteter Bewegung des Gradienten zu unterscheiden, analog der ab- bzw. zunehmenden Intensitätswerte (Mora & Bingman, 2013).

Die frühere Vermutung, dass der Kompassinn von Rotkehlchen, *E. rubecula*, (Wiltschko et al., 2002) und Weißbrust-Brillenvögeln, *Zosterops albogularis*, (Wiltschko et al., 2003) lateralisiert und auf ein funktionstüchtiges rechtes Auge angewiesen sei (Wiltschko et al., 2002), konnte in späteren Untersuchungen nicht bestätigt werden (Hein et al., 2011).

Zusätzlich zu dem sich im Auge befindenden und auf dem Radikal-Paar-Mechanismus basierenden Kompass, der verantwortlich für die Richtungsinformation ist, wurde für die Tiere noch ein "Gaussmeter" (Magnetit) in der Schnabelhaut vermutet, das anhand der magnetischen Feldstärke Informationen über die Position, d. h. die Karte bereit hielte, jedoch nicht in die Kompassorientierung involviert sei (Wiltschko & Wiltschko, 2009; Mora & Bingman, 2013). Möglicherweise befinden sich die eisenhaltigen Rezeptoren ähnlich derer der Regenbogenforelle (Walker et al., 1997) im Riechepithelium der Tauben (Mora & Bingman, 2013). Einige Untersuchungen (Wiltschko et al., 1994; Beason et al., 1995; Munro et al., 1997, Holland, 2010a, Holland & Helm, 2013) haben gezeigt, dass die anfängliche Navigation von Vögeln gestört ist, wenn die Tiere vor den eigentlichen Verfrachtungsexperimenten einem magnetischen Puls ausgesetzt werden, was für einen ferromagnetischen Sinn sprechen würde, dessen Informationen über den Nervus ophthalmicus (Ast des N. trigeminus) vermittelt werden. Die Tatsache, dass sich ausschließlich adulte Tiere von diesem Puls beeinflusst zeigen (Munro et al., 1997) und andere Experimente, bei denen aufgrund einer vorangegangenen Läsion keine Vermittlung über den trigeminalen Nerv möglich war (Gagliardo et al., 2006), dennoch *homing*-Erfolge erzielen konnten, sprechen dafür, dass *homing* auch ohne die vom N. trigeminus weitergeleiteten Informationen möglich ist, was aber nicht bedeutet, dass nicht andere ferromagnetische Rezeptoren (z. B. in der Lagna des Innenohres (Wu & Dickmann, 2011) bei der Navigation der Tiere eine Rolle spielen. Die Vögel wären demnach in der Lage, das lichtabhängige Kompasssystem (Radikal-Paar) und das lichtunabhängige, auf Magnetit basierende System redundant zu nutzen, um unterschiedliche oder gleiche Aspekte des magnetischen Feldes wahrzunehmen (Wiltschko & Wiltschko, 1993; Beason et al., 1995). Ein Forscherteam konnte nun zeigen, dass sich das *homing* von Kontrolltieren und Vögeln, die vor dem Test einem magnetischen Puls ausgesetzt waren, zu keinem Zeitpunkt unterscheidet; Navigation von *C. livia* ist demnach unabhängig

vom Sitz eines möglichen eisenhaltigen Rezeptors ohne einen ferromagnetischen Sinn möglich (Holland et al., 2013).

Auch wenn (Zug-) Vögel sich primär und bevorzugt mit Hilfe des Radikal-Paar-Mechanismus orientieren, so scheinen unter bestimmten Bedingungen z. B. extreme, schwache Lichtverhältnisse, Magnetit beinhaltende Magnetorezeptoren die Kontrolle über das Richtungsverhalten der Vögel zu übernehmen. Bei Brieftauben, *C. livia*, und Weißbrust-Brillenvögeln, *Zosterops albogularis*, konnten Magnetosome in der Schnabeloberhaut nachgewiesen werden (Wiltschko & Wiltschko, 2012). Versuche mit Rotkehlchen, *E. rubecula*, und Graumantelbrillenvögeln, *Zosterops l. lateralis*, unter gedimmtem, zweifarbigem, grün-gelbem Licht, unter Licht höherer Intensitäten (Wiltschko et al., 2000; Wiltschko et al., 2003) und in totaler Dunkelheit (Stapput et al., 2008) offenbarten eine polare axiale Antwort mit resultierenden festen Richtungen, die unabhängig von der normalen saisonalen Zugrichtung der Tiere ist (Wiltschko et al., 2013). Bei diesem Verhalten handelt es sich um eine, lapidar formuliert, unsinnige Orientierung (Muheim et al., 1999), für die nicht länger der Licht-abhängige Inklinationskompass der Tiere verantwortlich ist. Demnach führt gelbes Licht zu einem Wechsel von einem Kompasssystem zum anderen (Wiltschko et al., 2013). Diese fixierten gerichteten Antworten sind, obwohl sie weitestgehend nicht mit den magnetischen Kardinalachsen übereinstimmen und unimodal sind, eine Form der spontanen magnetischen Ausrichtung (Begall et al., 2013) und nicht etwa das Resultat einer magnetischen Kompassorientierung.

Auch der gerichtete Landeanflug von Stockenten, *Anas platyrhynchos*, scheint auf der Wahrnehmung und Nutzung der magnetischen Feldlinien zu beruhen. Unabhängig von der Richtung, aus der die Tiere gekommen sind, präferieren sie bei der Landung eine nord-südliche Achse. Es wird spekuliert, dass die Vögel, die ja meist in Schwärmen unterwegs sind, auf diese Art eine Kollision vermeiden können und ein, wenn nötig, koordiniertes Fluchtverhalten gewährleistet ist (Hart et al., 2013a). Die Frage, warum auch Tiere wie z. B. das Haushuhn (Wiltschko et al., 2007a), dessen Aktionsraum vergleichsweise gering ist, mit zwei Wahrnehmungsmechanismen ausgestattet ist, konnte bislang nicht geklärt werden (Vácha et al., 2009).

Einige Wissenschaftler glauben, dass des Nachts migrierende Vögel einen Sternenkompas gegenüber dem Magnetfeldkompass bevorzugen und den Magnetkompass mit Hilfe des Sternenkompasses kalibrieren (Muheim et al., 2006a; Cochran et al., 2004). Andere plädieren für eine Präferenz des Magnetkompass (Sandberg et al., 2000; Wiltschko et



al., 2008; Gaggini et al., 2010) oder vertreten die Meinung, dass es keine gegenseitige Kalibrierung der unterschiedlichen Kompasssysteme gibt (Rabøl, 2010; Chernetsov, 2011 in Liu & Chernetsov, 2012) und diese redundant genutzt werden. Die Diskrepanz der Ergebnisse bei einem Konflikt der Hinweise (Magnetfeld vs. polarisiertes Licht) kann auf viele Gründe zurückzuführen sein; unter anderem werden Unterschiede zwischen den verschiedenen Spezies oder unterschiedlichen Phasen der Migration diskutiert (Wiltschko et al., 2008).

#### 5.5.6 Säugetiere

Verfrachtungsexperimente (Mather & Baker, 1981) mit Waldmäusen, *Apodemus sylvaticus*, haben gezeigt, dass diese Tiere in der Lage sind von einem unbekannten, ungestörten Auslassungsort zurück nach Hause zu finden. Dieser Versuch gilt (abgesehen von den zweifelhaften Versuchen von Baker mit Menschen, siehe unten) als erster, an Säugetieren erbrachter Beweis für eine Magnetkompassorientierung, auch wenn sich die Ergebnisse in Folgestudien nicht immer reproduzieren ließen.

Der Dschungarische Zwerghamster (*Phodopus sungorus*) kann eine gerichtete Präferenz für eine Nestposition zu erlernen, die mit der Richtung des Heimkäfigs korreliert (Deutschlander et al., 2003).

Auch Labormäuse können trainiert werden, eine magnetische Richtung zu erlernen, d. h. ihre Nester in einer erlernten Richtung zum magnetischen Feld zu bauen oder sonstige gerichtete oder räumliche Verhaltensäußerungen als Antwort zu zeigen, wenn andere Hinweise als das magnetische Feld so weit wie möglich abgeschirmt werden (Muheim et al. 2006b; Phillips et al., 2013). Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass die Tiere sehr schnell eine bestimmte magnetische Richtung erlernen können und bereits nach zwei Trainingsversuchen (< 60 Sekunden) Konditionierungserfolge zeigen (Phillips et al., 2013). Es deutet vieles darauf hin, dass in die Magnetorezeption bei Labormäusen vom Stamm C57BL/6 ein Radikal-Paar-Mechanismus involviert ist (Phillips et al., 2013). Ein künstlich verändertes, starkes Magnetfeld (> 7 T) führt zu einer Wiedergabe des neuronalen Markers c-Fos im Hirnstamm von Ratten und Mäusen und beeinflusst das Verhalten der Tiere (Snyder et al., 2000; Houpt et al., 2003); der störende Effekt auf das Vestibularsystem ist jedoch vergänglich (Houpt & Houpt, 2010).

Auch Fledermäuse einiger Arten müssen lange Strecken zurücklegen, um von ihren Überwinterungsgebieten zu ihren Brutplätzen und vice versa zu gelangen und zu ihren

Schlafplätzen zurückzufinden. Die Echolokation bietet sich zur Orientierung über so große Distanzen nicht an, sodass z. B. die große braune Fledermaus (*Eptesicus fuscus*, Holland et al., 2006a, b) auf ihren Magnetkompass vertraut. Auch der Chinesische Abendsegler (*Nyctalus plancyi*, Holland et al., 2006b; Wang et al., 2007) nutzt den Polaritätskompass, um sich innerhalb seiner Schlafstellen, also innerhalb eines begrenzten Raumes, zu orientieren (Holland et al., 2006b; Wang et al., 2007). Die Sehkraft der Tiere, der Fund von ferromagnetischen Partikeln in der Kopfregion und die Bedingungen, unter denen sie Aktivität zeigen, sowie die Tatsache, dass die Orientierung der Fledermäuse einem magnetischen Puls gegenüber störungsanfällig ist (Holland et al., 2008; Tian et al., 2010), sprechen für einen lichtunabhängigen, auf Magnetit beruhenden Kompass. Fledermäuse kalibrieren ihren auf Magnetit basierenden Polaritätskompass an den Sternen (Holland, 2010a).

Bei vielen dieser Experimente handelte es sich um vom Experimentator manipulierte Versuche (Verfrachtung oder Konditionierung), die sich bisweilen nicht mit den gleichen Ergebnissen reproduzieren ließen. Einige sensible Tiere reagieren jedoch auch mit spontanen Verhaltensweisen auf das EMF. Die bislang beste Demonstration einer magnetischen Kompassorientierung konnte durch das spontane und zeitunabhängige Nestbauverhalten von subterranean Graumullen (*Fukomys anselli*, früher als *Cryptomys* bezeichnet) gezeigt werden (Burda et al., 1990a, Marhold et al., 1997), die in einer Rundarena ihre Nester signifikant häufiger an einer Wand im südöstlichen Sektor anlegten (vgl. Abb. 5). Bei der Positionierung des Nests handelt es sich zunächst um eine Ausrichtung; die Tatsache, dass die Tiere sich zielgerichtet bewegen, graben etc., ist jedoch ein Hinweis für eine magnetische Kompassorientierung (Oliveriusová et al., 2012).



Abb. 5: Versuchsaufbau für die Nestbau-Experimente bei Graumullen. Zu sehen ist die mit Zellstoffstreifen und Möhrenstücken präparierte Rundarena zu Beginn des Versuchs (links). Rundarena, in dessen südöstlichem Sektor die Graumulle aus Zellstoffstreifen ein Nest gebaut haben (rechte Seite). Foto: Sabine Begall.

Es konnte gezeigt werden, dass die Tiere in einem vertikalen Feld, d. h. ohne horizontale Information oder in einem Magnetfeld mit künstlich verringerter Intensität keine Richtungspräferenz mehr zeigen und es sich bei ihrem Kompass folglich um einen, zum subterranean Lebensstil passenden, lichtunabhängigen Polaritätskompass handelt, der einem kurzen, starken magnetischen Puls gegenüber störungsanfällig ist (Marhold et al., 1997). Breitbandfrequenzen (0,1-10 MHz und 1,315 MHz) unterschiedlicher Intensitäten, die die Orientierung von Vögeln nachweislich störten, beeinflussen die Magnetwahrnehmung hingegen nicht (Thalau et al., 2006), was nicht unbedingt einen Nachweis für Magnetit als Transduktionsmechanismus bedeutet, jedoch einen möglicherweise zugrundeliegenden Licht-abhängigen Radikal-Paar-Mechanismus ausschließt (Moritz et al., 2007). Wegner et al. (2006) konnten eisenhaltige Einschlüsse in der Cornea der Graumulle anfärben und zeigen, dass eine lokale Betäubung der Augen die Nestbaupräferenz der Tiere beeinflusste, sodass als Sitz der Magnetit-basierenden Rezeptoren die Hornhaut der Tiere vermutet wird. Die Fähigkeit der Graumulle zwischen Hell und Dunkel zu unterscheiden wurde durch die Betäubung der Cornea nicht beeinflusst (Wegner et al., 2006), sodass eine Mitwirkung von Retina und Photorezeptoren (Cernuda-Cernuda et al., 2003) ausgeschlossen werden konnte. Über den Nervus ophthalmicus wird die magnetische Information weitergeleitet. Im Gehirn werden dann Neuronen des Superior colliculus aktiviert (Nachweis durch Marker c-Fos, Némec et al., 2001) und eine Kompasskarte erzeugt. In einem ungestörten Magnetfeld führt die Exploration einer unbekannten Rundarena zu einer Expression von c-Fos bei *F. anselli*, während ein periodisch-schwankendes oder gänzlich abgeschirmtes Feld diese Ausschüttung verhindert (Burger et al., 2010). Der Kompass ist an einen bestimmten Intensitätsbereich des Feldes

gebunden. Eine Adaptierung an andere Intensitätsbereiche, wie es sie bei Vögeln gibt, ist fraglich (vgl. Marhold, 1995).

Die Blindmaus (*Spalax ehrenbergi*) verfügt ebenfalls über einen Magnetkompass (Kimchi & Terkel, 2001), auch wenn die Ergebnisse im Vergleich zu denen der Graumulle, die eine deutliche Präferenz für die südöstliche Richtung erkennen lassen (Burda et al, 1990a), eine größere Streuung aufweisen. Die magnetischen Hinweise werden genutzt, um z. B. Größe und Lage eines ihren Tunnel versperrenden Hindernisses abzuschätzen und so einen energieschonenden Umgehungstunnel anzulegen (Kimchi & Terkel, 2003). Die Tiere sind in der Lage Richtungen einzuschätzen, indem sie unter anderem ihren Kurs bzw. ihre Ausrichtung in Bezug zum EMF bestimmen; mit zunehmender Länge und Windungen des zurückgelegten Pfades bei der Wegintegration vertrauen sie immer mehr auf die vom magnetischen Feld generierten Hinweise bei der Orientierung (Kimchi et al., 2004).

Červený et al. (2011) konnten nachweisen, dass der Erfolg mausender Rotfüchse bei hohem Gras oder hoher Schneedecke, d. h. wenn sie ihre Beute nicht sehen können, größer ist, wenn die Tiere in eine nördliche bzw. nordöstliche Richtung springen. Die Autoren vermuten, dass die Füchse das Magnetfeld als Entfernungsmesser (*range finder*) nutzen, um somit die Genauigkeit der Attacken zu steigern. Der Fuchs wäre somit das erste Tier, bei dem vermutet wird, dass es das Magnetfeld nutzt um eine Distanz zu messen und nicht (nur) um die Richtung abzuschätzen. Sollte dieses Ziel-System durch den Licht-abhängigen Radikal-Paar-Kompass (siehe Kapitel 5.3.2) vermittelt werden, könnte auch hier das Magnetfeld als visuelles Muster von Lichtintensität und Farbe (in 3D) gesehen werden, das die visuelle Wahrnehmung der Umgebung überlagert (Červený et al., 2011).

Hart et al. (2013b) berichten von einer magnetischen Ausrichtung bei Hunden. Wenn diese urinieren oder defäkieren, ist ihre Körperachse signifikant häufiger in Richtung Nord bzw. Süd ausgerichtet als in alle anderen Himmelsrichtungen, sofern das Magnetfeld ruhig ist und keinen Schwankungen der Deklination, also der polaren Richtung, unterworfen ist (Änderung der Deklination 0%). Des Weiteren scheinen sie die nord-südliche Richtung nicht bloß zu bevorzugen, sie vermeiden sogar eine Ausrichtung in Ost-West-Richtung. Erstmals konnte hier gezeigt werden, dass Hunde in der Lage sind das EMF wahrzunehmen und dass bereits sehr geringe Fluktuationen einen störenden Einfluss auf das gerichtete Verhalten der Tiere haben. Der Effekt ist weitestgehend geschlechtsunspezifisch; lediglich bei urinierenden Rüden wird eine Richtungspräferenz in Abhängigkeit davon vermutet, welches Bein beim Urinieren gehoben wird. Warum die Hunde sich derart ausrichten und ob diese Ausrichtung

bewusst geschieht oder die Wahrnehmung auf dem vegetativen Level kontrolliert wird, bleibt rätselhaft (Hart et al., 2013b). Sollte es sich um einen Radikal-Paar-Kompass handeln, müsste die erstellte Karte in Anbetracht neuer Landmarken oder magnetischer Hinweise ständig kalibriert werden; die Karte jedoch Richtung Nord (bzw. Süd) auszurichten würde das Lesen dieser erleichtern (Hart et al., 2013b).

Der umstrittenste Fall einer Magnetwahrnehmung ist wohl beim Menschen zu finden. Baker (1984) führte verschiedene Versuche zum Orientierungsvermögen des Menschen durch, die ihn schlussfolgern ließen, dass der Mensch über einen Magnetsinn verfügt. Platt (2009) versuchte die Ergebnisse von Baker zu replizieren und konnte zeigen, dass visuelle Reize die primäre Orientierungsquelle darstellen. Das EMF ist als gerichteter Hinweis nicht ausreichend; in einer Zeit, in der Menschen ständig künstlichen Magnetfeldern ausgesetzt sind, scheint die Magnetorezeption wohl einfach unterdrückt zu werden. Es besteht jedoch kein Zweifel daran, dass die Körperorientierung des Menschen im EMF einen Einfluss auf das Verhalten und die Hirnaktivität (z. B. REM-Phase, Ausführung sensomotorischer Aufgaben) hat (Ruenstroth-Bauer et al., 1987; Ruenstroth-Bauer et al., 1993), auch wenn das vielleicht eher unbewusst geschieht und eine magnetosensitive Fähigkeit mit Hilfe eines EEG bislang nicht nachgewiesen werden konnte (Sastre et al., 2002). Thoss et al. (2000, 2002, 2003) konnten zeigen, dass es eine Verbindung zwischen der Änderung des Grenzwertes für die visuelle Unterscheidungsfähigkeit (Lichtempfindlichkeit) und der Stärke und Richtung des Magnetfeldes gibt, was darauf hindeutet, dass Gemeinsamkeiten mit dem lichtabhängigen Inklinationskompass von z. B. Vögeln bestehen.

## 5.6 Zielsetzung dieser Arbeit

Eine Vielzahl von Organismen ist also in der Lage das magnetische Feld der Erde und seine Parameter zur Orientierung zu nutzen.

Doch auch wenn z. B. die Magnetwahrnehmung der Graumulle (*Fukomys* sp.) bislang Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen ist, so ist die Rolle der Magnetorezeption bis jetzt noch nicht bis ins Detail untersucht und verstanden worden. Es stellt sich z. B. die Frage, ob die Tiere die magnetischen Hinweise vielleicht nicht nur beim Anlegen einer Nestkammer sondern darüber hinaus auch beim Graben ihrer Tunnel oder der Orientierung innerhalb der Gangsysteme nutzen. Orientieren sich die Tiere nicht nur mit Hilfe der Polarität sondern nutzen auch die Feldstärke des magnetischen Feldes und besitzen sie möglicherweise sogar eine Präferenz für einen bestimmten Intensitätsbereich? Haben magnetische Anomalien

einen (störenden oder stimulierenden) Einfluss auf die Orientierung der Tiere? Ziel der vorliegenden Dissertation ist es durch weitere Verhaltensversuche neue Einblicke in die Magnetorezeption der Graumulle zu gewinnen und das Verständnis dieses Sinnes zu vertiefen und zu erweitern (Kapitel 6).

Darüber hinaus soll untersucht werden, ob ein anderes subterrän lebendes Tier, der chilenische Coruro (*Spalacopus cyanus*), bei der Orientierung ebenfalls die magnetischen Hinweise des EMF nutzt. Obwohl die Coruros im Vergleich zu den Graumullen gut entwickelte, große Augen besitzen und mehr Aktivität an der Erdoberfläche zeigen, scheint ein Kompasssystem, das auf magnetischen Parametern basiert, im unterirdischen Lebensraum generell von Vorteil zu sein (Kapitel 7).

Des Weiteren mangelte es bislang an Erkenntnissen zur Magnetorezeption größerer Säugetiere basierend auf einer ausreichenden Stichprobenzahl. Mit Hilfe von einfachen, nicht-invasiven Methoden, wie z. B. Feldbeobachtungen und der Analyse von Luftbild- und Satellitenaufnahmen, die eine neue Art der Verhaltensbeobachtung darstellt, ist es uns gelungen, die magnetische Ausrichtung von Hausrindern (*Bos primigenius taurus*), Reh (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*) zu untersuchen (Begall et al., 2008; Burda et al., 2009) und das Wissen um die Magnetwahrnehmung größerer Säugetiere entscheidend voranzubringen (Kapitel 8).

## 6 Magnetorezeption bei Graumullen

### 6.1 Einleitung

Graumulle, *Fukomys anselli* (Kock et al., 2006), früher als *Cryptomys anselli*, *Cryptomys* sp. Lusaka bzw. als *Cryptomys hottentotus* bezeichnet, sind aus Sambia stammende Nagetiere (Familie Sandgräber, Bathyergidae), die in Multigenerationsfamilien mit nur einem reproduktiven Paar pro Gruppe zusammen leben (Abb. 6). Sie leben subterrän in selbst gegrabenen ausgedehnten Tunnelsystemen, die bis zu 2800 m lang sind und aus einem dichten Netzwerk zahlreicher Gänge bestehen (Scharff, 1998). Generell versuchen die Tiere energieschonende oberflächennahe Tunnel anzulegen, die trotzdem tief genug reichen, um an die unterirdischen Überdauerungsorgane der Pflanzen zu gelangen (Kimchi & Terkel, 2003); in der Umgebung des Nestes liegen die Tunnel jedoch tiefer (Šklíba et al., 2012).



Abb. 6: Graumull-Familie mit Jungtieren. Foto Hynek Burda.

Die adaptive Bedeutung des magnetischen Sinnes für die räumliche Orientierung unter der Erdoberfläche ist offensichtlich (vgl. Moritz et al., 2007). Sensorische Hinweise und Signale (z. B. Licht und optische Landmarken, Gerüche und Geräusche), die oberirdisch lebenden Tieren für die Fernorientierung zur Verfügung stehen, sind im subterränen Lebensraum beschränkt (Burda et al., 1990b). In dieser dunklen, monotonen Welt ist das EMF mit seinen Parametern eine omnipräsente und verlässliche Quelle von räumlichen, gerichteten und vielleicht auch positionellen Informationen.

Magnetische Hinweise ermöglichen subterranean Tieren den Kurs während des Grabens von langen Tunneln beizubehalten; so wird z. B. ein störendes Objekt nicht überwunden, sondern so effektiv umgraben, dass nur wenige Zentimeter den neuen Gang vom alten Tunnel trennen und seine ursprüngliche Richtung eingehalten wird (Eloff, 1951).

Die magnetischen Informationen könnten ebenfalls von verwandten Graumullen genutzt werden, um nach spärlichen Aktivitäten an der Erdoberfläche (Scharff & Grütjen, 1977) den Weg zurück in das Tunnelsystem zu finden und um möglicherweise eine Karten-ähnliche Darstellung des Territoriums zu konstruieren. Blindmäuse (*Spalax ehrenbergi*) sind darüber hinaus in der Lage die Größe und exakte Lage des Hindernisses mit Hilfe seismischer Vibrationen abzuschätzen und so einen energieschonenden Umgehungstunnel anzulegen; bei kleinen Hindernissen wird ein zum ursprünglichen Tunnel paralleler Gang angelegt, während bei größeren Barrieren unterhalb dieser gegraben wird (Kimchi & Terkel, 2003). Es ist bekannt, dass z. B. Silbermulle (Silbergrauer Erdborher, *Heliophobius argenteocinereus*) ihren subterranean Lebensraum verlassen, um einen Sexualpartner zu finden (Šumbera et al., 2003; Patzenhauerová et al., 2010). Auch wenn die oberirdische Aktivität gefährlich ist, ist die Suche außerhalb der Gangsysteme vor allem bei den Tieren notwendig, bei denen die Tunnelsysteme weit auseinanderliegen. Darüber hinaus konnte eine positive Korrelation zwischen genetischer Unterschiedlichkeit und Entfernung zwischen den Territorien nachgewiesen werden (Patzenhauerová et al., 2010).

Es wurde gezeigt, dass Graumulle sich bei ihrem Nestbau an der Polarität des EMF orientieren (Marhold et al., 1997). Nutzen die Tiere die magnetischen Parameter wohlmöglich nicht nur als Referenz beim Nestbau, sondern auch bei der Orientierung im Raum, wenn sie etwa ihre Tunnel graben oder sich im Labyrinth der ausgedehnten Tunnelsysteme orientieren? Sind die Tiere auch in der Lage die Feldstärke bzw. Schwankungen der Intensität wahrzunehmen? Ist ihr Magnetkompass, ähnlich dem von Vögeln (Wiltschko et al., 2006), gar abhängig von der Feldstärke des Magnetfeldes und besitzen die Graumulle demnach ein funktionelles Fenster? Haben die Tiere wohlmöglich eine Präferenz für einen bestimmten Intensitätsbereich und versuchen Bereiche mit Schwankungen der Feldstärke zu vermeiden? Lassen sie sich dessen zum Trotz auf eine solche Anomalie konditionieren? Mit unterschiedlichen Experimenten wurde nun versucht diesen Fragen auf den Grund zu gehen.



### 6.1.1 Effekt einer magnetischen Anomalie auf das Grabeverhalten

Mit diesem Experiment wurde ein erster Versuch unternommen, einen möglichen Effekt von künstlichen magnetischen Anomalien auf die Orientierung der Graumulle zu untersuchen. Es sollte herausgefunden werden, ob die Tiere nicht nur die Richtung des EMF wahrnehmen können (Burda et al., 1990a; Marhold et al., 1997), sondern auch dessen Intensität und ob diese dann einen (störenden oder stimulierenden) Einfluss auf das Orientierungsverhalten der Tiere ausübt. Wenn die Tiere tatsächlich lokale Unterschiede in Totalintensitäten des EMF wahrnehmen, ist zu erwarten, dass sie, im Rahmen des explorativen Grabens, die Anomalie entweder verstärkt aufsuchen oder gezielt vermeiden, was sich in ihren Bewegungstrecken (hier: gegrabenen Tunneln) belegen lassen müsste.

### 6.1.2 Spontane Entscheidung in Anwesenheit einer magnetischen Anomalie und Konditionierung der Graumulle auf veränderte magnetische Intensitäten

Ähnlich wie in Versuch 6.1.1 sollte hier ergründet werden, ob die Tiere sich bei einer spontanen Entscheidung von der Anwesenheit eines Stabmagneten beeinflussen lassen oder ob sie wohlmöglich eine Richtungspräferenz (Lateralität) besitzen, die unabhängig von der magnetischen Stimulation ist (Versuch 1). Des Weiteren sollte untersucht werden, ob sich die Tiere auf eine magnetische Anomalie und demzufolge auf künstlich veränderte Intensitäten des Magnetfeldes konditionieren lassen (Versuch 2). Bislang gestaltete sich der Nachweis schwierig, dass Tiere in Konditionierungsversuchen magnetische Kompassrichtungen erlernen oder Intensitätsunterschiede wahrnehmen können; die wenigen erfolgreichen Versuche beziehen sich z. B. auf Brieftauben (Wilzeck et al., 2009), Peking-Enten (Freire & Birch, 2010) und Hühner (Denzau et al., 2011, 2013b). Auch Labyrinth-Experimente mit Graumullen sind bislang nicht häufig gemacht worden, da die Tiere zwar schnell lernen, dann aber fern der bekannten Wege explorieren, was zu scheinbaren "Fehlern" führt.

### 6.1.3 Besitzen Graumulle eine Präferenz für eine bestimmte Magnetfeldintensität? Experimente in der Magnetorgel

Eine Apparatur, die zuvor für Versuche bzgl. der Temperaturwahrnehmung (d. h. der Präferenz bzw. Vermeidung bestimmter Temperaturen) von Graumullen genutzt wurde (Berendes, 1999; Rintz, 2009), wurde so umfunktioniert, dass mit ihr der Einfluss einer magnetischen Anomalie auf das Verhalten der Graumulle untersucht werden konnte. Die

Magnetorgel bestand aus einer Plexiglaskonstruktion, die in sieben Kammern unterteilt war, welche durch einen Gang miteinander verbunden waren. Frühere Kontrollversuche (Berendes, 1999; Rintz, 2009) zeigten, dass Graumulle sich bevorzugt in den Randkammern der Apparatur aufhielten. Nun sollte untersucht werden, ob die Tiere sich von einer magnetischen Anomalie in ihrer Präferenz für eine Randkammer stören lassen und die exponierte Kammer meiden oder aber bevorzugt aufsuchen.

## 6.2 Material und Methode

Die Versuchstiere, Ansell-Graumulle (*F. anselli*), Kafue-Graumulle (*F. kafuensis*) und deren Hybride entstammen der Abteilung Allgemeine Zoologie der Universität Duisburg-Essen, Campus Essen. Wildfänge der Ansell-Graumulle der Essener Haltung stammen aus der Nähe von Lusaka (Sambia) und *F. kafuensis*-Wildfänge aus der sambischen Region Itezhi Tezhi (Burda et al., 1990a; Marhold, 1995). In den Essener Tierräumen werden die Tiere in ihren Familien bei Raumtemperaturen von 22-26°C, ca. 44% Luftfeuchtigkeit und dem Tagesverlauf angepassten Lichtverhältnissen in Glasterrarien (170 x 60 x 50 cm) gehalten, deren Größe abhängig von der Größe der Familie ist. Die Terrarien sind mit ausreichend Gartentorf (Goldhumus Reines Naturprodukt) zum Graben und Zellstoff als Nistmaterial ausgestattet sowie Tontöpfen oder -röhren, die als Versteckmöglichkeiten dienen. Die Tiere werden täglich ad libitum mit Karotten und Kartoffeln gefüttert, wöchentlich werden Äpfel, Kopfsalat und Cerealien angeboten und auch Süßkartoffeln oder rote Beete komplementieren ab und an den Speiseplan. Graumulle können nicht trinken und decken ihren Bedarf an Flüssigkeit mit der Nahrung ab.

Die Signifikanz der Ergebnisse wurde mit dem Chi-Quadrat-Test ( $\chi^2$ -Test; SPSS 12.0; Microsoft Office Excel 2007) überprüft, nachdem diese zunächst auf Normalverteilung getestet wurden (Kolmogorov-Smirnov-Test mit Signifikanzkorrektur nach Lilliefors).

### 6.2.1 Effekt einer magnetischen Anomalie auf das Grabeverhalten

Die Versuche fanden vom 17.05.2010 bis zum 20.05.2010 jeweils zwischen 9:00-14:30 Uhr statt. Das Experiment wurde in einem an die Tierräume der Universität Duisburg-Essen angrenzenden Raum (S05 R04 H15) durchgeführt, in dem die Tiere annähernd vergleichbaren Faktoren (Geräusche, Geruch, Licht) ausgesetzt waren wie in den Tierräumen.

Tab. 1: Liste der getesteten Graumulle beim Grabeversuch. Der Artname (*Fukomys anselli*) wird mit Fa abgekürzt.

Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
Fa 15	9766	m	2004	nicht reproduktiv
Fa 15	2373	m	2006	nicht reproduktiv
Fa 15	2190	m	2006	nicht reproduktiv
Fa 15	3428	w	2006	nicht reproduktiv
Fa 15	2536	m	2007	nicht reproduktiv
Fa 15	6159	w	2007	nicht reproduktiv

Die Versuchstiere wurden einzeln in die Mitte eines großen Plastikbeckens (1 m x 2 m; Innenraummaße: 0,92 m x 2 m) gesetzt, das mit einer 5 cm dicken Gartentorfschicht bedeckt war. Die Mitte des Beckens, in die die Tiere einzeln eingesetzt wurden, war durch eine 6 cm breite Lücke gekennzeichnet, in der sich kein Torf befand, sodass die Tiere sich zunächst relativ frei bewegen konnten, ohne graben zu müssen. Zwei Plexiglas-Platten (ca. 90 cm x 99 cm) wurden so auf den Torf gelegt, dass oberhalb der Torf-freien Lücke in der Mitte des Beckens ein schmaler Lüftungsschlitz blieb. Die Platten sollten verhindern, dass die Tiere über den Torf laufen anstatt zu graben. Auf die Platten war ein Raster mit 90 Kästchen aufgezeichnet worden, von denen jedes in etwa die Maße 10 cm x 9 cm besaß (vgl. Abb. 7). Auf eine der beiden Plexiglas-Scheiben wurde dann ein quaderförmiger AlNiCo-Stabmagnet mit Eisenanteilen (Maße 100 mm x 15 mm x 10 mm; 110 g schwer; rot-grün lackiert; Produktname: EDU-8; Lieferant: supermagnete, Gottmadingen) platziert, dessen Nordpol Richtung Osten wies.

Ich habe die Tiere behutsam dem Transporteimer entnommen und einzeln an der ersten Auslassungsstelle in den von Torf freien Gang in den Versuchsaufbau eingesetzt (vgl. x in Abb. 8). Anschließend durften die Graumulle 30 Minuten frei in jede beliebige Richtung graben. Nach 15 Minuten habe ich vorsichtig und leise meine Position gewechselt (von 1 nach 2, vgl. Abb. 8 A). Nach jedem Versuchsdurchlauf wurde das Tier zurück in seine Familie gesetzt. Der Torf wurde gut durchgemischt, um die Gerüche der zuvor getesteten Tiere zu zerstreuen, und neu verteilt, bevor das nächste Tier in das Becken gesetzt wurde. Jedes Tier wurde nur einmal pro Tag und insgesamt zweimal getestet. Beim zweiten Durchgang habe ich das Tier von der anderen Seite des Ganges in den Aufbau hinein gesetzt (vgl. Abb. 8).



Abb. 7: Versuchsaufbau zur Orientierung der Graumulle im Raum. Das Foto (eigene Aufnahme) zeigt die Plexiglasplatte mit Raster und aufliegendem Stabmagnet. Unter den Feldern 11-15 lässt sich ein von einem Graumull gegrabener Tunnel erahnen. Der Graumull selbst befindet sich unter dem Feld 10 und 19.

Die gegrabene Strecke d. h. die Reihenfolge der Rasterzahlen, die das Tier beim Graben passierte, habe ich parallel zur Versuchsdurchführung notiert. Da die Versuchstiere einen einmal angelegten Gang oft mehrmals durchliefen ist die Strecke immer um ein Beträchtliches länger gewesen und zählte mehr Felder als tatsächlich exploriert wurden. Bewegte sich ein Tier z. B. immer zwischen den Feldern 1-9 hin und her, ergab sich für die Zahl der explorierten Felder der Wert 9, obwohl die Strecke ein Vielfaches von 9 umfasste. Manche Felder sind nicht eindeutig durchgraben worden; vielmehr wurde ein Gang zwischen zwei Feldern gegraben (vgl. Abb. 11 z. B. Tier 3428 ♀, 1. Durchgang: Felder 17/18, 26/27 und 17/26). Bei der Auswertung der Laufwege d. h. bei der Ermittlung der insgesamt gegrabenen Strecke und der explorierten Felder habe ich solche Doppelfelder dann jedoch nur als ein Feld gezählt.

Mithilfe eines Teslameters (Magnetometer: Fluxmaster-Handmessgerät, Stefan Mayer Instruments, Dinslaken; Messbereich: 0,001  $\mu\text{T}$  - 200  $\mu\text{T}$ ; Genauigkeit bei 20°C: 0,5%  $\triangleq$  0,005  $\mu\text{T}$ ) habe ich vor jedem einzelnen Testdurchlauf die vertikale und horizontale Intensität, also die Stärke des Magnetfeldes gemessen, die der Magnet auf die Felder in den Ecken der beiden Platten und im unmittelbaren Bereich des Stabmagneten hatte. Aus der gemessenen vertikalen und horizontalen Intensität habe ich anschließend die Gesamtintensität berechnet (Tab. 2). Die Intensität des künstlich geänderten Feldes war um einiges höher bzw. niedriger als die des (annähernd) natürlichen EMF (vgl. z. B. Abb. 8 B, untere Hälfte, Kästchen 51 mit 101  $\mu\text{T}$  und Kästchen 42 mit 4,1  $\mu\text{T}$ ). Werte ab 200  $\mu\text{T}$  (vgl. z. B. Abb. 8, B, untere Hälfte, Kästchen 41) waren mit dem Teslameter nicht mehr erfassbar.

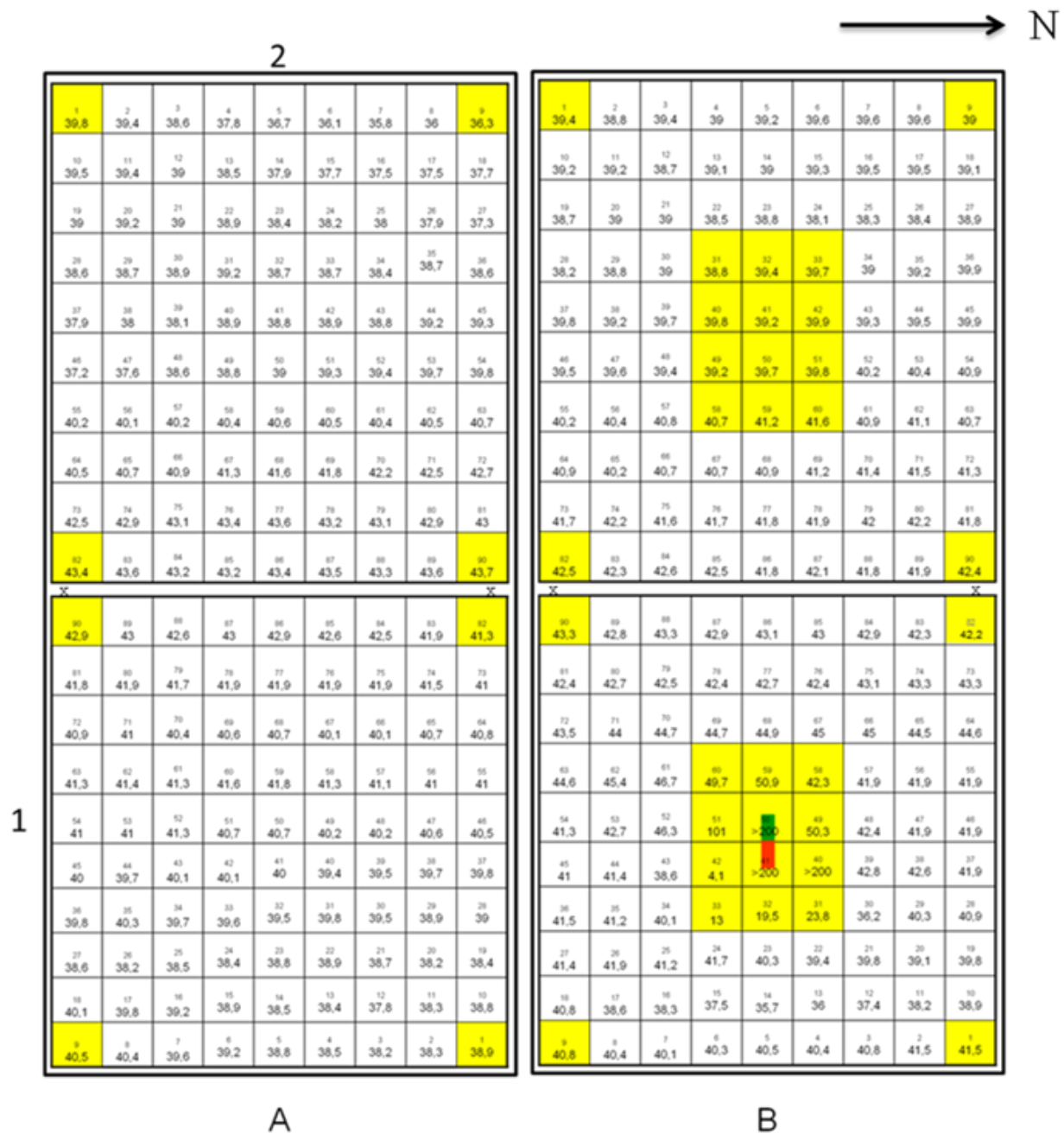


Abb. 8: Darstellung der Gesamtintensität in der Versuchsanordnung vor der Beeinflussung durch den Stabmagneten (A) und mit beeinflusstem Magnetfeld (B). Die gelb markierten Felder in den Ecken der Plexiglasplatten sowie die gelb unterlegten Felder im direkten Einflussbereich des Magneten markieren die Messpunkte in den fortlaufenden Versuchen. 1 und 2 zeigen die Position des Beobachters an. Der rot-grüne Quader stellt den Stabmagneten (auf den Feldern 50 und 41) dar. Der Nordpol des Magneten weist bei dem Versuchsaufbau nach Osten.

Der Vergleich der berechneten Intensitäten zeigt, dass der Stabmagnet sich beträchtlich auf die natürliche Feldstärke ausgewirkt hat (vgl. Tab. 2).

Tab. 2: Mittelwerte der Gesamtintensität des Magnetfeldes (in  $\mu\text{T}$ .) an den unterschiedlichen Messpunkten zur Untersuchung des Grabeverhaltens. Gepoolte Ergebnisse für alle sechs Tiere und beide Versuchstage auf der Seite mit Beeinflussung durch den Magneten (A) und ohne Beeinflussung durch einen Magneten (B). Der gebildete Mittelwert über alle Felder ergibt eine Gesamtintensität von  $40,1 \mu\text{T}$ .

Messpunkte	A	B
1	42	40,9
9	41,6	39,6
31	24,1	39,7
32	19,7	39,7
33	13,4	39,5
40	>200	39,7
41	>200	39,4
42	4,8	39,5
49	51,8	39,6
50	>200	40
51	102,8	40
58	43,7	40,4
59	53,2	40,9
60	52	41
82	42	40,2
90	43,6	40,1

Während die Gesamtintensität auf der Seite ohne magnetische Anomalie (Abb. 8 B, obere Hälfte) Werte zwischen  $39,4 \mu\text{T}$  und  $40 \mu\text{T}$  annahm, schwankte die Feldstärke auf der Seite, die durch den Stabmagneten beeinflusst wurde bzw. in seiner unmittelbarer Nähe (Abb. 8 B, untere Hälfte), erheblich ( $4,8 \mu\text{T}$  bis  $> 200 \mu\text{T}$ , vgl. Tab. 2). Der Stabmagnet wirkte sich demnach stark in seiner unmittelbaren Umgebung aus, sein Einfluss auf die Intensität nahm jedoch mit zunehmender Entfernung von der magnetischen Anomalie selbst relativ schnell ab.

### 6.2.2 Spontane Entscheidung in Anwesenheit einer magnetischen Anomalie und Konditionierung der Graumulle auf veränderte magnetische Intensitäten

Das Experiment habe ich in einem an unsere Tierräume angrenzenden Raum (S05 R04 H15) im Zeitraum 2.6.2010 - 01.07.2010 jeweils zwischen 11:00 - 16:00 Uhr durchgeführt. Die Graumulle wurden einzeln in einem T-Labyrinth (Höhe 6 cm; vgl. Abb. 9) getestet, das auf einen Holztisch gelegt wurde. Einen der Labyrintharme habe ich mit Nistmaterial (Zellstoff) und Futter (Sonnenblumenkerne) ausgestattet und mit einem oben aufliegenden AlNiCo-Stabmagnet mit Eisenanteilen (s. o.) gekennzeichnet, dessen Nordpol in Richtung des geografischen Nordpols wies. Auf diese Weise ergab sich von der Startbox bis hin zu den Endkammern ein Gradient der magnetischen Intensität, der vorab mithilfe eines Teslameters (s. o.) bestimmt und notiert wurde. An der Entscheidungsstelle (T-Kreuzung) sollte ein deutlicher Intensitätsunterschied gemessen werden können. Wie den Tabellen 3 und 4 zu entnehmen ist, ist die Totalintensität des künstlich geänderten Magnetfeldes (Seite mit Stabmagnet) ungefähr viermal höher als die Intensität des (fast) natürlichen EMF (Seite ohne Stabmagnet).

Tab. 3: Gemittelte Totalintensitäten der insgesamt 36 Testdurchläufe zur spontanen Richtungspräferenz (Versuch 1) für die beiden Versuchsaapparaturen (A und B) an fünf verschiedenen Messpunkten (MP).

MP (A)	Totalintensität	MP (B)	Totalintensität ( $\mu$ T)
1	43,8	1	34,3
2	57,6	2	59,8
3	>200	3	>200
4	113,4	4	125,8
5	51,8	5	55,3

Tab. 4: Gemittelte Totalintensitäten (in  $\mu$ T) beim Konditionierungsversuch über die 13 Versuchstage (Versuch 2) für die jeweiligen Graumulle (ID 9176, 3428 und 6159) an fünf verschiedenen Messpunkten (MP) für beide Versuchsaapparaturen (A und B).

MP (A)	9176	3428	6159	MP (B)	9176	3428	6159
1	43,7	42,2	41,6	1	37,1	38,8	39,5
2	62	63	61,5	2	63,8	63,9	64
3	>200	>200	>200	3	>200	>200	>200
4	94,5	97,1	89,4	4	98,1	96,2	97
5	50,1	50,8	52,2	5	53,4	52,8	53,3

Ich habe die Tiere in die Startbox (15 cm breit, 13 cm tief und 11 cm hoch) des T-Labyrinths gesetzt, in der sie zur Eingewöhnung 1 Minute verblieben. Nach der

Eingewöhnung wurde die Startbox geöffnet und nach Verlassen des Tieres wieder verschlossen. Die Tiere konnten das T-Labyrinth nun frei durchlaufen und explorieren. Während der Exploration sollten die Tiere die Belohnung (Zellstoff und Sonnenblumenkerne) zufällig oder mithilfe des Geruchs finden. Ihnen war es dann erlaubt etwas von der Belohnung aufzunehmen, damit in die Startbox zurückzulaufen und sich kurz damit zu beschäftigen.

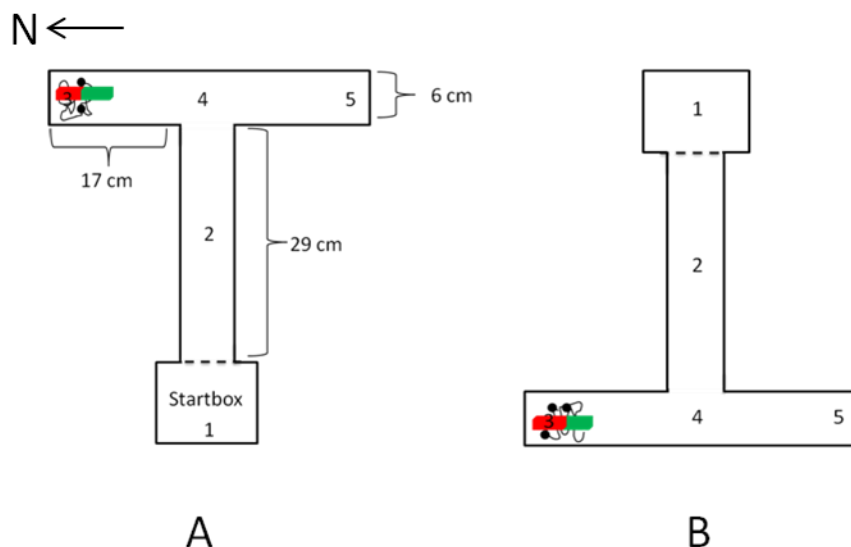


Abb. 9: Spontane Präferenz und Konditionierung im T-Labyrinth (nicht Maßstabs-getreu). Die Startbox des Labyrinthes wird mithilfe einer beweglichen Tür (gekennzeichnet durch die gestrichelte Linie) von der eigentlichen Versuchsanordnung getrennt. Die schwarz geschlängelte Linie stellt die Zellstoffstreifen und die schwarzen Punkte die Futterstücke dar, die von einem Stabmagneten (rot-grüner Quader) markiert werden. Die Zahlen 1-5 geben die Punkte an, an denen die Magnetfeldintensität gemessen wurde. Wenn Versuchsaufbau A um 180° gedreht wird, erhält man Versuchsaufbau B.

Versuch 1: Nachdem die Tiere den Versuch einmal absolviert hatten, wurden sie zurück in den Plastikimer gesetzt. Ich habe das Labyrinth von den Resten der Sonnenblumenkerne und des Nistmaterials befreit und mit Leitungswasser, Zellstoff, Lappen und Frosch Neutralreiniger gereinigt. Anschließend wurde das Labyrinth um 180° gedreht (vgl. Abb. 9, B) und neu mit Stabmagnet, Futter und Zellstoff versehen. Nun wurde das Tier zum zweiten Mal getestet. Da die spontane Präferenz der Tiere in Anwesenheit der magnetischen Anomalie untersucht werden sollte, habe ich die Tiere nur einmal pro Versuchsaufbau getestet, um einen Effekt, der auf Lernen zurückzuführen ist, auszuschließen. Mit dem zweiten Versuchsdurchlauf sollte herausgefunden werden, ob es sich um eine spontane Richtungspräferenz oder eine mögliche Lateralität der Tiere handelt. Um bei beiden Tests



zum Futter zu gelangen mussten sich die Tiere an der Entscheidungsstelle einmal für links und beim zweiten Mal für rechts entscheiden, obwohl die Himmelsrichtung (Nord), dieselbe blieb.

Tab. 5: Liste der getesteten Graumulle bei dem Versuch zur spontanen Entscheidung. Der Artname (*Fukomys anselli*) wird mit Fa abgekürzt. Alle Tiere derselben Kolonie (mit Ausnahme der Queen 9176) sind nicht reproduktiv und Geschwister, d. h. Nachkommen derselben Eltern. Die Tiere 6159 und 0901 sind Halbgeschwister, sie teilen sich eine Mutter, haben aber unterschiedliche Väter. Da es sich bei der Kolonie Fa 34 um Wildfänge handelt, können keine Angaben zum Geburtsjahr bzw. zum Alter der Tiere gemacht werden.

Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Gewicht (g)	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
Fa 12	7647	w	83,9	2004	nicht reproduktiv
Fa 12	9872	w	80,2	2005	nicht reproduktiv
Fa15	9176	w	100,5	1999	Queen
Fa15	2190	m	149,4	2006	nicht reproduktiv
Fa15	3428	w	96,8	2006	nicht reproduktiv
Fa15	2373	m	140,4	2006	nicht reproduktiv
Fa15	2536	m	89,2	2007	nicht reproduktiv
Fa15	6159	w	79,9	2007	nicht reproduktiv
Fa15	0901	m	126,6	2007	nicht reproduktiv
Fa15	4467	w	72,2	2007	nicht reproduktiv
Fa15	9766	m	109,4	2010	nicht reproduktiv
Fa15	9739	w	98,4	2011	nicht reproduktiv
Fa34	2054	w	80,9	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa34	0275	w	83,8	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa34	7982	m	95,6	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa34	2842	m	90,1	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa34	1169	w	78,4	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa34	1354	m	102,4	Wildfang	nicht reproduktiv

Versuch 2: Die Position des Stabmagneten (d. h. Versuchsaufbau A oder B) wurde vorab auf Grundlage der 1. Gellermann-Reihe A-A-A-B-B-A-B-A-B-B ermittelt (Gellermann, 1933). Zur Steigerung der Motivation wurde den Tieren am Vorabend des Versuches das Futter entzogen, sodass diese einigermaßen hungrig getestet wurden und die Chance, dass sie den Arm mit der veränderten Intensität wählten, größer war. Jedes Tier absolvierte den Test (d. h. insgesamt 10 Durchläufe) einmal pro Tag, bis es insgesamt 13x (also an 13 Tagen) das

Labyrinth passiert hatte. Im Laufe des Experiments sollten die Tiere verinnerlichen und lernen, dass die magnetische Anomalie (künstlich erhöhte Totalintensität), verursacht durch den Stabmagnet, die Belohnung kennzeichnet und in folgenden Versuchsdurchläufen gezielt in den entsprechenden Arm des Labyrinths laufen, der die Belohnung verspricht. Sollte ein Versuchstier auf fünf aufeinanderfolgenden Tagen den Arm mit der durch die magnetische Anomalie veränderten Intensität gewählt haben, wurde der Versuch vorzeitig beendet, da ein potenzieller Lernerfolg verzeichnet werden konnte.

Tab. 6: Liste der getesteten Graumulle beim Konditionierungsversuch. Der Artname (*Fukomys anselli*) wird mit Fa abgekürzt.

Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Gewicht (g)	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
Fa15	9176	w	112,1	1999	Queen
F15	3428	w	94,5	2006	nicht reproduktiv
Fa15	6159	w	80,2,5	2007	nicht reproduktiv

### 6.2.3 Besitzen Graumulle eine Präferenz für eine bestimmte Magnetfeldintensität?

#### Experimente in der Magnetorgel

Das Experiment habe ich bei Tageslicht in einem geschlossenen Raum (S05 R04 H24) vom 02.03.2011 – 25.5.2011 von ca. 9:00 – 16:00 Uhr durchgeführt. Der Versuchsaufbau, die Magnetorgel, bestand aus einer Konstruktion aus durchsichtigem Plexiglas (13 cm x 134 cm x 30 cm), welche in sieben Kammern (jeweils 13 cm hoch, 19 cm lang und 30 cm breit) unterteilt ist. Mittels eines langen Ganges (8 cm hoch, 7 cm breit) sind die Kammern miteinander verbunden (Abb. 10). Die Orgel wurde auf eine Holzplatte gestellt.

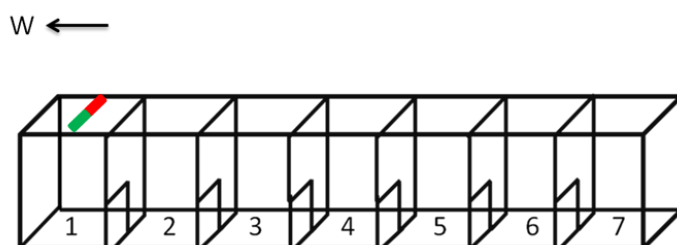


Abb. 10: Darstellung (nicht Maßstabs-getreu) und Ausrichtung der Versuchsanordnung vor Beginn der Testreihe. Der Stabmagnet (dargestellt durch den rot-grünen Quader) wurde immer so auf die Apparatur gelegt, dass sein Nordpol Richtung Rückwand (vom Betrachter aus gesehen) der Magnetorgel zeigte, unabhängig davon, auf welcher Kammer er lag oder wie die Apparatur ausgerichtet wurde.

Vor Beginn des Experiments wurde mit Hilfe eines Teslameters (s. o.) die Intensität (horizontal und vertikal) des Magnetfeldes in jeder der sieben Kammern gemessen und die Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Himmelsrichtungen bestimmt. Dann habe ich den Stabmagneten (s. o.) auf einer der Kammern platziert und erneut die Intensität gemessen (vgl. Tab. 13). Jede Kammer der Apparatur wurde gleichmäßig mit einem Futterstückchen (Karotte) und etwas Zellstoff (ca. 2 cm breite Streifen) ausgestattet. Zwei Tiere aus derselben Familie wurden aus ihrem Terrarium entnommen, gewogen und in Plastikeimern in den Versuchsraum transportiert, wo sie paarweise in zufällig wechselnde Kammern gesetzt wurden und max. 60 Minuten verblieben. Die Startkammern wurden notiert und auf die Apparatur wurde ein Deckel aus Plexiglas gelegt. Minütlich habe ich den Aufenthaltsort der Tiere notiert. Blieben die Tiere zehn Minuten an einer Stelle liegen, wurde der Versuch beendet. Sollten die Tiere ein Nest gebaut und/oder eine Futterecke angelegt haben, wurden die entsprechenden Kammern notiert. Sollten die Tiere auch nach 30 Minuten noch nicht zur Ruhe gekommen sein, wurde der Versuch abgebrochen. Nach jedem Versuch habe ich die Apparatur mit 3%iger Essigsäurelösung oder milder Seifenlauge gereinigt und getrocknet.

Versuch A: Der Stabmagnet wurde auf Kammer Nummer 1 gelegt, die Richtung Westen ausgerichtet war. Es wurden 20 Tiere getestet.

Tab. 7: Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch A). Der Artname (*Fukomys anselli*) wird mit Fa abgekürzt.

Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Gewicht (g)	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
Fa7	6750	m	123,4	1999	King
Fa7	7556	w	115,8	1999	Queen
Fa15	9176	w	117,5	1999	Queen
Fa15	2190	m	127,4	2006	nicht reproduktiv
Fa15	3428	w	101,1	2006	nicht reproduktiv
Fa15	2373	m	143,7	2006	nicht reproduktiv
Fa15	2536	m	84,0	2007	nicht reproduktiv
Fa15	6159	w	75,8	2007	nicht reproduktiv
Fa23	6490	m	149,6	2006	nicht reproduktiv
Fa23	8759	m	156,9	2010	nicht reproduktiv
Fa23	0786	w	77,8	2010	nicht reproduktiv
Fa23	4094	w	80,7	2011	nicht reproduktiv
Fa26	6885	m	187,1	2006	nicht reproduktiv
Fa26	9838	m	145,8	2006	nicht reproduktiv
Fa26	3523	w	110,6	2007	Queen
Fa26	5962	w	95,6	2007	nicht reproduktiv
Fa28	7159	m	93,4	2006	King
Fa28	1166	w	80,4	2006	Queen
Fa37	2579	m	96,5	2007	King
Fa37	2629	w	49,3	2010	nicht reproduktiv

Versuch B: Der Stabmagnet wurde auf Kammer Nummer 7 gelegt, die Richtung Osten ausgerichtet war. Es wurden 20 Tiere getestet.

Tab. 8: Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch B). Der Artname (*Fukomys anselli*) wird mit Fa abgekürzt.

Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Gewicht (g)	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
Fa 12	4754	m	117,9	2002	King
Fa 12	3087	w	117,8	2004	nicht reproduktiv
Fa 12	7647	w	85,0	2004	nicht reproduktiv
Fa 12	9872	w	76,6	2005	nicht reproduktiv
Fa 12	2348	w	61,6	2007	nicht reproduktiv
Fa 12	8097	m	117,0	2008	nicht reproduktiv
Fa 15	0901	m	94,9	2007	nicht reproduktiv
Fa 15	4467	w	66,6	2007	nicht reproduktiv
Fa 23	0726	m	105,7	2003	King
Fa 23	3011	m	102,2	2009	nicht reproduktiv
Fa 23	0619	m	123,5	2008	nicht reproduktiv
Fa 23	8771	m	162,6	2005	nicht reproduktiv
Fa 23	5816	w	109,6	2007	nicht reproduktiv
Fa 23	6490	m	167,4	2006	nicht reproduktiv
Fa 23	3650	m	199,6	2006	nicht reproduktiv
Fa 23	8001	w	80,0	2009	nicht reproduktiv
Fa 26	9640	m	120,9	1997	King
Fa 26	5753	m	151,3	2007	nicht reproduktiv
Fa 26	2715	m	119,6	2007	nicht reproduktiv
Fa 26	8867	m	121,1	2006	nicht reproduktiv

Versuch C: Es wurden 10 Tiere in der unbeeinflussten Magnetorgel getestet (Kontrollversuch). Kammer 1 zeigte Richtung Westen.

Tab. 9: Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch C). Die Artnamen werden mit Fa (*Fukomys anelli*) und Fka (*Fukomys kafuensis anelli*) abgekürzt.

Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Gewicht (g)	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
Fa 37	0528	w	83,0	2006	Queen
Fa 37	2629	w	38,1	2010	nicht reproduktiv
Fka 1	7287	m	125,3	1999	nicht reproduktiv
Fka 1	9227	w	100,8	2004	nicht reproduktiv
Fka 2	4175	m	123,3	2002	nicht reproduktiv
Fka 2	0131	w	97,8	2004	nicht reproduktiv
Fka 8	8663	m	161,2	2005	nicht reproduktiv
Fka 8	7573	w	89,7	2006	nicht reproduktiv
Fka 9	8026	w	86,2	2009	nicht reproduktiv
Fka 9	0773	w	98,2	2009	nicht reproduktiv

Versuch D: Die Versuchsanordnung wurde um 180° gedreht, sodass Kammer 7, auf die der Stabmagnet gelegt wurde, gen Westen ausgerichtet war. Es wurden 20 Tiere getestet.

Tab. 10: Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch D). Die Artnamen werden mit Fa (*Fukomys anelli*) und Fka (*Fukomys kafuensis anelli*) abgekürzt. NN bedeutet, dass die Tiere noch keinen Chip und somit auch keine ID-Nummer bekommen haben.

Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Gewicht (g)	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
Fa 13	9678	m	111,7	2003	nicht reproduktiv
Fa 13	4764	w	75	2004	nicht reproduktiv
Fa 13	9348	w	59,5	2006	nicht reproduktiv
Fa 13	9372	w	70,8	2006	nicht reproduktiv
Fa 24	7198	w	98,6	2006	nicht reproduktiv
Fa 24	6755	w	89,3	2010	nicht reproduktiv
Fa 24	NN	m	55,9	2010	nicht reproduktiv
Fa 24	NN	w	46,2	2010	nicht reproduktiv
Fa 24	NN	m	50,3	2010	nicht reproduktiv
Fa 24	NN	w	49	2010	nicht reproduktiv
Fa 24	NN	w	38,3	2010	nicht reproduktiv
Fa 24	NN	w	63,2	2010	nicht reproduktiv
Fa 25	9781	m	76,7	2006	nicht reproduktiv
Fa 25	9948	m	110,7	2006	nicht reproduktiv
Fa 25	2283	m	100,2	2007	nicht reproduktiv
Fa 25	NN	w	77,9	2011	nicht reproduktiv
Fka 1	2659	w	91,6	1999	nicht reproduktiv
Fka 1	2903	w	94,6	2002	nicht reproduktiv
Fka 2	6596	m	109,5	1997	King
Fka 2	5333	w	89,8	1999	Queen

Versuch E: Die Versuchsanordnung wurde gegenüber Versuch D um 90° im Uhrzeigersinn gedreht, sodass Kammer 1 in Richtung Süden zeigte. Da es sich um einen Kontrollversuch handelte, wurde beim Aufbau der Versuchsanordnung auf den Stabmagneten verzichtet. Es wurden 10 Tiere getestet.

Tab. 11: Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch E). Der Artname (*Fukomys kaffuensis anelli*) wird mit Fka abgekürzt.

Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Gewicht (g)	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
Fka 1	8978	m	133,7	1997	nicht reproduktiv
Fka 1	6065	m	120,9	1997	nicht reproduktiv
Fka 1	4902	m	135,2	1999	nicht reproduktiv
Fka 1	8421	m	134,1	2002	nicht reproduktiv
Fka 1	4010	m	130,1	2003	nicht reproduktiv
Fka 1	3891	m	128,7	2006	nicht reproduktiv
Fka 8	7862	m	136,7	2005	nicht reproduktiv
Fka 8	5313	m	151,6	2005	nicht reproduktiv
Fka 8	8893	m	111,2	2006	nicht reproduktiv
Fka 8	4117	m	137,7	2006	nicht reproduktiv



Versuch F: Die Ausrichtung der Magnetorgel blieb aus Versuch E bestehen, es wurde jedoch ein Stabmagnet auf Kammer 1 gelegt, die Richtung Süden zeigte. Erneut wurden 20 Tiere getestet.

Tab. 12: Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch F). Die Artnamen werden mit Fa (*Fukomys anselli*), Fk (*Fukomys kafuensis*) und Fka (*Fukomys kafuensis anselli*) abgekürzt. NN bedeutet, dass die Tiere noch keinen Chip und somit auch keine ID-Nummer bekommen haben.

Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Gewicht (g)	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
Fa 34	2472	w	98,9	Wildfang	Queen
Fa 34	2054	w	78,4	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 34	2842	m	97,3	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 34	1169	w	69,2	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 34	3517	w	74,7	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 34	7982	m	113,4	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 34	1354	m	98,7	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 38	2589	m	77,0	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 38	NN	w	69,5	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 38	NN	m	109,4	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 38	NN	m	85,9	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 38	NN	m	91,7	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 38	NN	m	100,7	Wildfang	nicht reproduktiv
Fa 38	NN	m	58,6	Wildfang	nicht reproduktiv
Fk 3	2898	w	87,5	Wildfang	Queen
Fk 3	7789	w	123,3	2006	nicht reproduktiv
Fk 3	5960	m	156,8	2007	nicht reproduktiv
Fk 3	9693	w	97,2	2007	nicht reproduktiv
Fka 8	4816	m	148,0	2003	King
Fka 8	2482	m	119,4	2006	nicht reproduktiv

Tab. 13: Darstellung der Gesamtfeldstärke (angegeben in  $\mu\text{T}$ ) in den sieben Kammern (1-7) der Magnetorgel ohne Beeinflussung und mit Beeinflussung durch den Stabmagneten für die einzelnen Teilversuche (A-F). Die fett und größer gedruckten Zahlen geben die Position des Stabmagneten an, die Buchstaben in Klammern zeigen, in welche Himmelsrichtung die Versuchsanordnung ausgerichtet ist.

A	<b>1</b> (W)	2	3	4	5	6	7
ohne Magnet	45,3	47,8	48,8	49,6	50,7	53	55,7
mit Magnet	>200	69,9	44	47,8	49,9	52,4	55,2
B	1	2	3	4	5	6	<b>7</b> (O)
ohne Magnet	44,7	46,9	48,4	49,5	50,6	52,2	55
mit Magnet	44,6	46,2	47,7	47,9	46,4	63,5	>200
C	1 (O)	2	3	4	5	6	7
ohne Magnet	44,9	47,2	48,4	49,6	50,4	52,5	54,9
D	1	2	3	4	5	6	<b>7</b> (W)
ohne Magnet	55,9	53,6	51,3	50,4	49,6	47,5	46
mit Magnet	55,6	53,2	50,5	48,7	44,8	54,7	>200
E	1 (S)	2	3	4	5	6	7
ohne Magnet	45,7	46,1	46,6	47	49,3	51,5	53,3
F	<b>1</b> (S)	2	3	4	5	6	7
ohne Magnet	49,7	49,3	48,7	49,4	51,7	53,3	54,2
mit Magnet	>200	36,1	48,4	49,6	51,6	53,3	53,8

## 6.3 Ergebnisse

### 6.3.1 Effekt einer magnetischen Anomalie auf das Grabverhalten

Oft sind die Tiere zunächst nur den freien Gang am Auslassungsort auf- und abgelaufen und begannen nicht direkt mit dem Graben; das Weibchen mit der ID 6159 hat im zweiten Versuchsdurchlauf sogar nur im Gang ausgeharrt (vgl. Abb. 11) und gar nicht exploriert. Die Tiere fangen dann mit der Zeit an einen mehr oder weniger geraden Tunnel zu graben, von dem sie in mehrere Richtungen explorieren und Seitenabzweigungen anlegen. Zwischen den einzelnen Explorations- bzw. Grabephassen in unterschiedliche Richtungen sind sie oft in den bereits angelegten Haupttunnel zurückgekehrt.

Die Seite mit der künstlich veränderten Gesamtfeldstärke wurde sowohl im ersten als auch im zweiten Versuchsdurchlauf öfter aufgesucht, was sich sowohl in der Strecke als auch

in der Zahl der explorierten Felder widerspiegelt; lediglich beim ersten Durchgang gibt es keinen signifikanten Unterschied bei der gemessenen Strecke (Tab. 14 und Tab. 15). Die statistische Auswertung zeigt, dass auch für Versuch 1 und Versuch 2 zusammengekommen ein signifikanter Unterschied beim Grabeverhalten besteht, sowohl für die insgesamt zurückgelegte Strecke ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 108$ ;  $p < 0,001$ ) als auch für die tatsächlich explorierten Felder ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 31,1$ ;  $p < 0,001$ ).

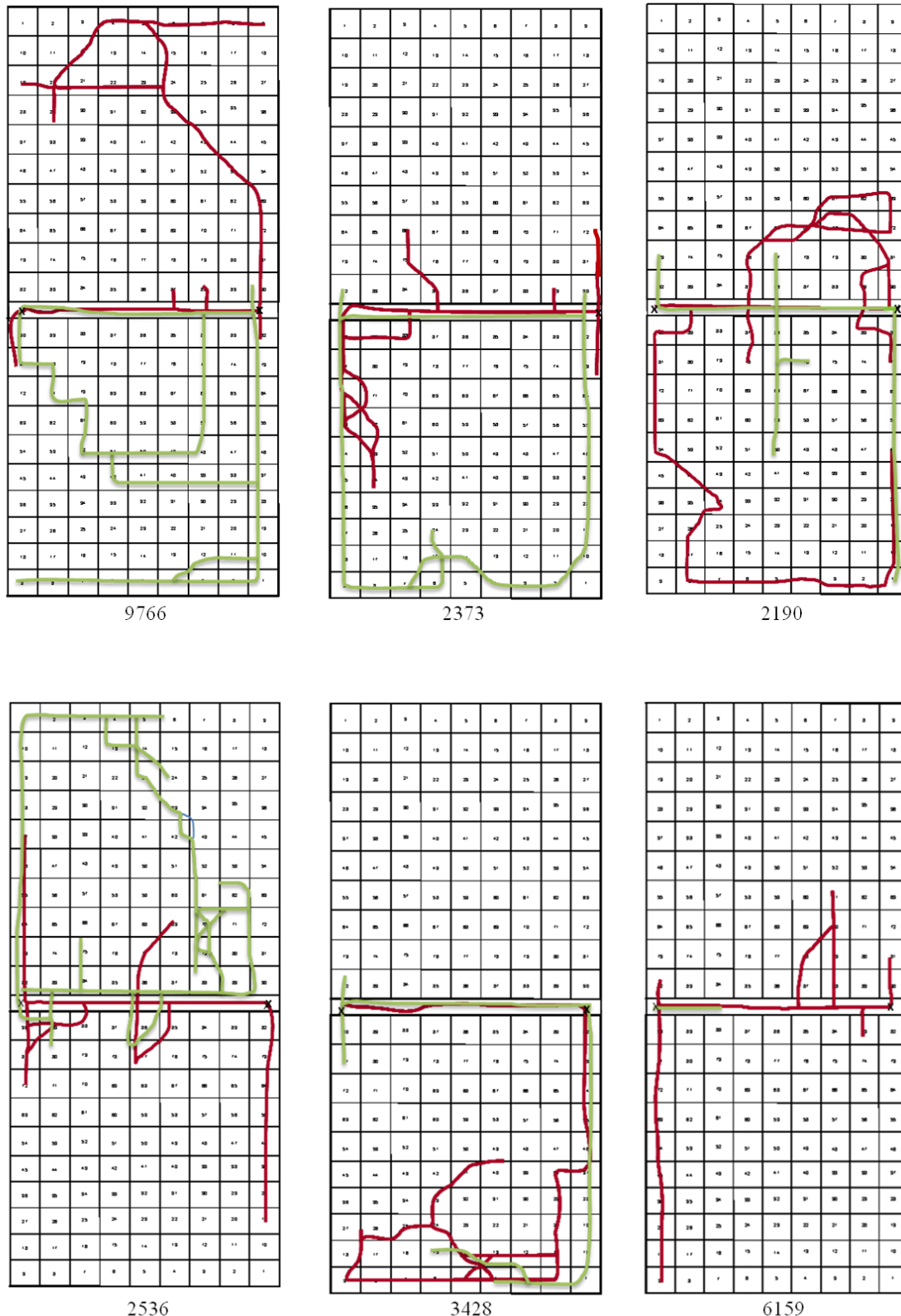


Abb. 11: Laufwege der Versuchstiere (ID 9766, 2373, 2190, 2536, 3428 und 6159) beim Grabe-Versuch. Die rote skizzierte Linie stellt den Laufweg des ersten Versuchs dar, die grüne Linie den des zweiten Versuchs. Der Stabmagnet befindet sich immer im unteren Teil des Versuchsaufbaus auf den Feldern 50 und 41 und beeinflusst die Felder 60-58, 51-49, 42-40 und 33-31 (vgl. Abb. 8). Die Stellen, an denen die Tiere in den Versuchsaufbau eingesetzt wurden, sind mit x gekennzeichnet. Die Skizzen der Versuchsaapparatur sind nicht Maßstabs-getreu.

Tab. 14: Anzahl der insgesamt gelaufenen Felder (Strecke) und der tatsächlich explorierten Felder für den ersten Grabe-Versuch (V1). Dargestellt sind diese Ergebnisse für die Seite der Versuchsanordnung mit und ohne Beeinflussung durch die magnetische Anomalie für jedes Tier einzeln und für alle Tiere gepoolt. p gibt den Signifikanzwert des  $\chi^2$ -Tests an. Die fett und größer gedruckten Zahlen markieren die präferierten Seiten der Versuchsanordnung.

Tiere (ID)	Strecke			Explorierte Felder		
	mit Anomalie	ohne Anomalie	p	mit Anomalie	ohne Anomalie	p
9766	11	102	<0,001	3	25	<0,001
2372	41	12	<0,001	12	7	0,25
2190	30	61	<0,01	28	13	0,02
2536	94	36	<0,001	16	10	0,24
3428	45	0	<0,001	28	0	<0,001
6159	59	39	0,04	11	9	0,65
alle Tiere	<b>280</b>	250	0,19	<b>98</b>	64	<0,01

Tab. 15: Anzahl der insgesamt gelaufenen Felder (Strecke) und der tatsächlich explorierten Felder für den zweiten Grabe-Versuch (V2). Dargestellt sind diese Ergebnisse für die Seite der Versuchsanordnung mit und ohne Beeinflussung durch die magnetische Anomalie für jedes Tier einzeln und für alle Tiere gepoolt. p gibt den Signifikanzwert des  $\chi^2$ -Tests an. Die fett und größer gedruckten Zahlen markieren die präferierten Seiten der Versuchsanordnung.

Tiere (ID)	Strecke			Explorierte Felder		
	mit Anomalie	ohne Anomalie	p	mit Anomalie	ohne Anomalie	p
9766	93	1	<0,001	41	1	<0,001
2372	76	3	<0,001	29	2	<0,001
2190	96	9	<0,001	16	4	<0,001
2536	18	111	<0,001	6	36	<0,001
3428	157	2	<0,001	17	1	<0,001
6159	-	-	-	-	-	-
alle Tiere	<b>440</b>	126	<0,001	<b>109</b>	44	<0,001

Betrachtet man die Ergebnisse der einzelnen Tiere separat im Hinblick auf die unterschiedlichen Magnetfeldintensitäten, so fällt auf, dass die Männchen mit der ID 9766 und 2536 sich zwar signifikant häufiger auf einer der beiden Seiten der Versuchsanordnung aufhielten, es sich dabei jedoch einmal um die unbeeinflusste Seite und einmal um die Seite mit der Anomalie handelt (vgl. Tab 15). Die Tiere 2372, 2190 und 3428 haben beide Male

signifikant öfter die Seite besucht, auf der der Stabmagnet lag (vgl. Tab. 15). Wenn man davon ausgeht, dass theoretisch alle 90 Felder einer Seite gleich oft besucht werden, ergibt sich für den stark beeinflussten Bereich, der 12 Felder umfasst, eine Wahrscheinlichkeit von ~13,3%. Von dieser Wahrscheinlichkeit ausgehend, wäre zu erwarten gewesen, dass die Graumulle bei insgesamt 720 besuchten Feldern 96 Mal (Konfidenzintervall 95% [86-106 Felder]) den beeinflussten Bereich betreten hätten. Tatsächlich entfallen aber lediglich 15 Felder (9766 (V2), 2190 (V2) und 3428 (V1)) davon auf diesen Bereich. Der  $\chi^2$ -Test zeigt, dass die unbeeinflusste Seite signifikant öfter besucht wird ( $df = 1$ ;  $\chi^2 = 75,9$ ;  $p < 0,001$ ). Bei dem Versuchstier 6159 kann kein Vergleich zwischen den Teilversuchen angestellt werden, da es in Versuch 2 nicht explorierte und sich lediglich in dem freien Gang in der Mitte der Versuchsanordnung aufhielt.

Betrachtet man nun die Richtung (rechts oder links), die jedes Tier bei dem ersten und zweiten Versuchsdurchlauf zunächst eingeschlagen hat, also die erste „Entscheidung“ des Tieres, im Hinblick auf eine möglicherweise individuell vorhandene Lateralität, so zeigt sich, dass drei (2373, 2190 & 3428) von fünf Versuchstieren die gewählte Richtung aus dem ersten Versuch im zweiten Versuch beibehalten haben (vgl. Laufwege im Anhang und Tab. 16,  $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 0,2$ ;  $p = 0,65$ ). Zwei männliche Tiere (9766 & 2536) haben beim zweiten Testdurchlauf zunächst eine andere Richtung eingeschlagen ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 0,2$ ;  $p = 0,65$ ) und sich damit den gleichen magnetischen Bedingungen wie im ersten Versuch ausgesetzt, wobei 9766 zweimal die Seite mit der magnetischen Anomalie besuchte und 2536 die Seite, deren Feldstärke von dem Stabmagneten unbeeinflusst blieb.

Tab. 16: Präferierte Richtung für beide Versuche (V1, V2) in Abhängigkeit von Lateralität (links bzw. rechts) und Intensität (Beeinflusst durch den Stabmagnet bzw. ohne Beeinflussung). Bei den vierstelligen Zahlen (z. B. 9766) in der obersten Zeile handelt es sich um die Identifikationsnummern der Versuchstiere.

	9766	2372	2190	2536	3428	6159
V1	links (Magnet)	links (Magnet)	rechts	rechts	links (Magnet)	rechts
V2	rechts (Magnet)	links	rechts (Magnet)	links	links	

### 6.3.2 Spontane Entscheidung in Anwesenheit einer magnetischen Anomalie und Konditionierung der Graumulle auf veränderte magnetische Intensitäten

Versuch 1: Von den 18 getesteten Tieren haben sich 8 Tiere (6 ♀♀, 2 ♂♂) bei ihrem zweiten Versuchsdurchlauf in dem gespiegelten Labyrinth (B) für die gleiche Laufrichtung (7 Tiere rechts → rechts und 1 Tier links → links) entschieden, unabhängig davon, auf welcher der beiden Labyrintharme sich der Magnet befand (Tab. 17). Die 10 anderen Tiere (4 ♀♀, 6 ♂♂) haben sich im zweiten Durchlauf für dieselbe Himmelsrichtung entschieden. Von diesen 10 haben sich 4 Tiere zweimal für den Labyrintharm entschieden, der Richtung Norden zeigte und mit dem Magneten gekennzeichnet war, und 6 für den südlich gelegenen Arm, der von der magnetischen Anomalie nicht so sehr beeinträchtigt wurde und geringere Intensitäten aufwies. Betrachtet man die Ergebnisse aller Tiere zusammen, so scheint weder für die erste spontane Entscheidung (Versuch A:  $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 3,6$ ;  $p = 0,1$ ) noch für Versuch B ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 0,9$ ;  $p = 0,48$ ) eine Präferenz für einen der Labyrintharme zu bestehen.

Tab. 17: Ergebnisse der spontanen Richtungspräferenz (Lateralität oder Himmelsrichtung) für Versuchsaufbau A und B. Der Arm, der von den Tieren (vierstellige ID, erste Spalte) gewählt wurde, ist mit einem x gekennzeichnet. Die orange unterlegten Felder in Test B zeigen, dass das Tier sich für die gleiche Laufrichtung (rechts oder links) und die grün unterlegten Felder, dass das Tier sich für die gleiche Himmelsrichtung (zweimal Süd oder zweimal Nord) entschieden hat.

Tier (ID)	A		B	
	Magnet	Kontrolle	Magnet	Kontrolle
9176		x	x	
9766	x		x	
0901	x		x	
6159	x			x
3428	x		x	
2373		x		x
2190		x	x	
9739	x		x	
2536		x		x
4467		x	x	
2054		x	x	
0275		x	x	
7982		x		x
2842		x		x
1169		x		x
1354		x	x	
7647		x		x
9782		x	x	

Versuch 2: Die Tiere ließen sich nicht auf den Labyrintharm mit der veränderten Magnetfeldstärke konditionieren. Bei zwei von drei Versuchstieren, den beiden nicht-reproduktiven Weibchen, weichen die beobachteten Werte (tatsächliches Aufsuchen des Labyrintharmes mit Beeinflussung durch die magnetische Anomalie) nicht signifikant von den erwarteten Werten ab ( $\chi^2$ -Test: für 3428 df = 1;  $\chi^2 = 0,8$ ; p = 0,38 und für 6159 df = 1;  $\chi^2 = 1,1$ ; p = 0,29). Lediglich das Ergebnis der Queen (Tier 9176) ist schwach signifikant ( $\chi^2$ -Test: df = 1;  $\chi^2 = 4,4$ ; p = 0,04). Auch die Lernkurven in Abb. 12 machen deutlich, dass der Lernerfolg ausbleibt.

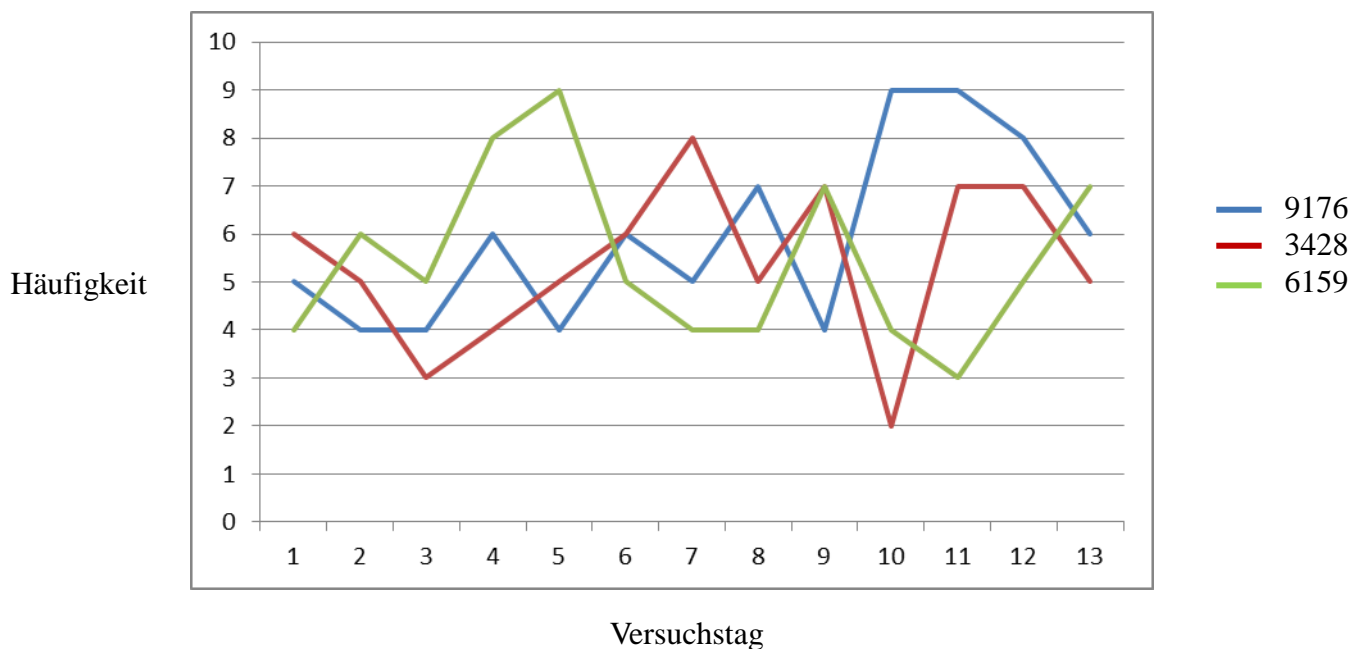


Abb. 12: Grafische Darstellung der Ergebnisse der Konditionierung auf eine magnetische Anomalie. Die Häufigkeit gibt die Zahl der Besuche (von möglichen 10 Besuchen) in dem Labyrintharm mit aufliegendem Stabmagnet an. Die drei Farben der Kurven symbolisieren drei unterschiedliche Versuchstiere (vierstellige ID).



### 6.3.3 Besitzen Graumulle eine Präferenz für eine bestimmte Magnetfeldintensität?

#### Experimente in der Magnetorgel

Die beobachtete Verteilung unterscheidet sich höchst signifikant von einer randomisierten Verteilung (Abb. 13). Bei Versuch A lag die Präferenz der Tiere auf der Randkammer Nummer 7 (Abb. 13), die Richtung Osten ausgerichtet war ( $\chi^2$ -Test:  $df = 6$ ;  $\chi^2 = 240,9$ ;  $p < 0,001$ ). Die Intensität des Magnetfeldes unterschied sich dort nicht sonderlich von der Feldstärke des natürlichen EMF (im Vergleich zu Kammer 1).

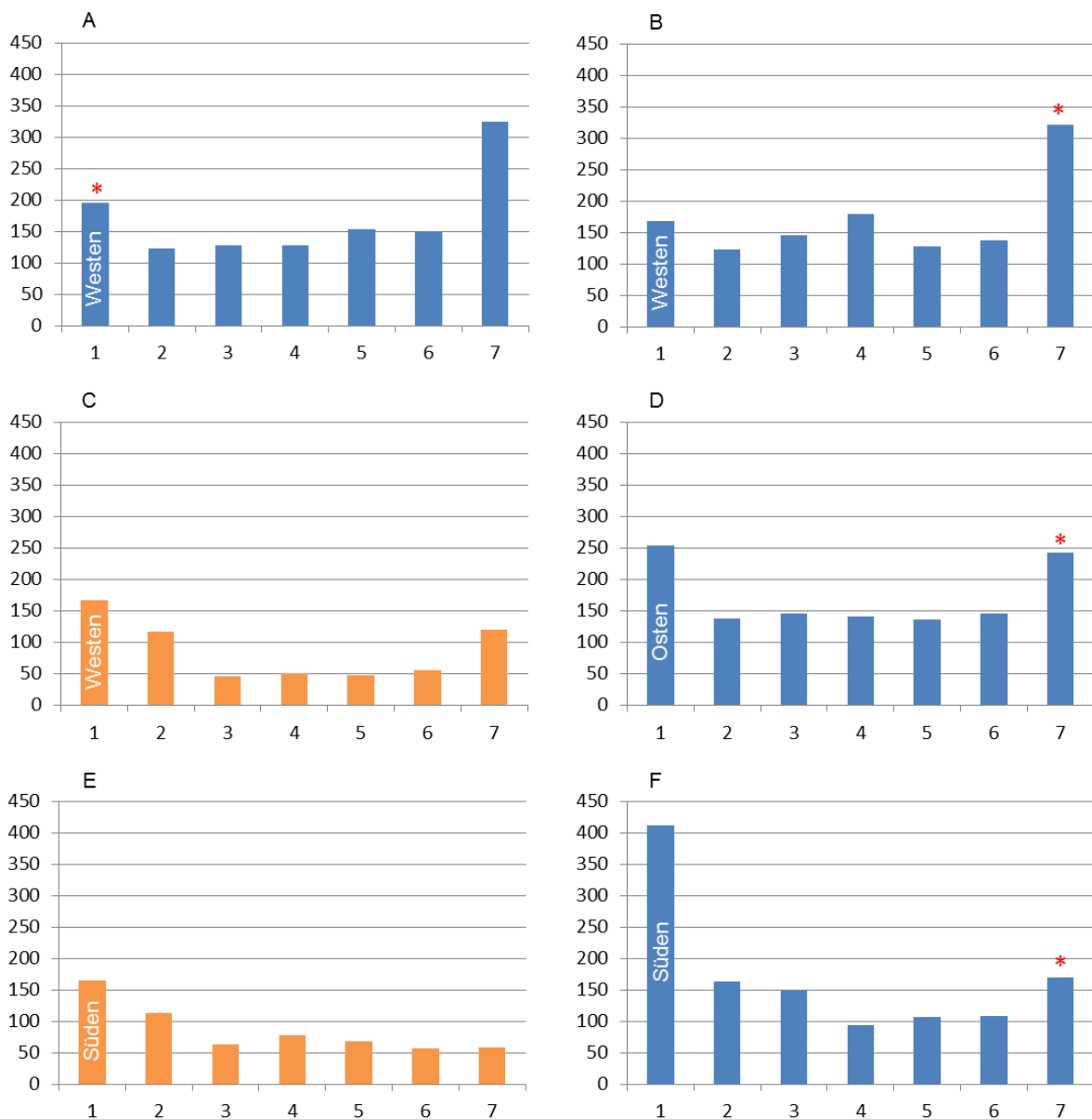


Abb. 13: Häufigkeiten (gepoolt) der besuchten Kammern (1-7) in den einzelnen Teilversuchen und den Kontrollversuchen. Die Teilversuche (A, B, D und F) werden durch die blauen Balken dargestellt und die Kontrollversuche (C und E) durch die orange-farbigen Balken. Die Position des Stabmagneten wird durch das \* gekennzeichnet und an Kammer 1 kann jeweils abgelesen werden, in welche Himmelsrichtung die Apparatur ausgerichtet war.

Kammer 7, also die Kammer ohne Beeinflussung durch den Stabmagneten, wurde signifikant öfter besucht als die andere Randkammer ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 42,8$ ;  $p < 0,001$ ). Ob diese Bevorzugung jedoch auf der Präferenz für die weitestgehend unbeeinflusste Feldstärke bzw. sogar auf einer Aversion gegenüber der beeinflussten Intensität beruhte oder ob eine Präferenz für diese Kammer bestand, da sie am weitesten im Osten lag, galt es in einem weiteren Test herauszufinden.

In beiden Fällen hätten sich die Tiere in Versuch B nun nicht mehr für Kammer 7 entscheiden dürfen, da dort die Anwesenheit des Stabmagneten zu einem stark veränderten Feld führte. Die Präferenz der Graumulle für Kammer 7 blieb jedoch auch dieses Mal trotz/wegen der Präsenz einer magnetischen Anomalie bestehen ( $\chi^2$ -Test:  $df = 6$ ;  $\chi^2 = 169,8$ ;  $p < 0,001$ ). Kammer 7 wurde ebenfalls signifikant öfter aufgesucht als die andere Randkammer 1 ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 43,7$ ;  $p < 0,001$ ). Die Bevorzugung dieser Kammer kann nun nicht mehr mit der Aversion gegenüber dem beeinflussten Magnetfeld erklärt werden und deutet möglicherweise auf eine generelle Präferenz dieser einen Randkammer hin, die es in einem Kontrollversuch ohne Beeinflussung durch eine magnetische Anomalie zu untersuchen galt.

Abbildung 13 zeigt des Weiteren, dass die Tiere die zuvor erwähnte (siehe Einleitung) Präferenz für die Außenkammern auch im Kontrollversuch C besaßen ( $\chi^2$ -Test:  $df = 6$ ;  $\chi^2 = 162,6$ ;  $p < 0,001$ ), jedoch wurde in diesem Fall Kammer 1 signifikant häufiger besucht als Kammer 7 ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 8,1$ ;  $p = 0,005$ ), sodass zumindest erst einmal ausgeschlossen werden konnte, dass es eine Präferenz für diese eine Randkammer (7, Osten) gab.

Da der Kontrollversuch die vermutete Präferenz für die östlichste Kammer nicht bestätigen konnte, sollte in Versuch D untersucht werden, ob nur in Anwesenheit der magnetischen Anomalie eine Präferenz für eine der Randkammern bestand. Daher wurde die Versuchsanordnung um  $180^\circ$  gedreht, sodass Kammer 7, auf die der Stabmagnet gelegt wurde, gen Westen ausgerichtet war. Die Randkammern wurden erneut gegenüber den innen gelegenen Kammern bevorzugt ( $\chi^2$ -Test:  $df = 6$ ;  $\chi^2 = 96,6$ ;  $p < 0,001$ ), jedoch kann die augenscheinliche Präferenz von Kammer 1 über Kammer 7 statistisch nicht bestätigt werden ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 0,3$ ;  $p = 0,62$ ).

Das Ergebnis des zweiten Kontrollversuchs (E) ist höchst signifikant ( $\chi^2$ -Test:  $df = 6$ ;  $\chi^2 = 109,4$ ;  $p < 0,001$ ). Die Verteilung der beobachteten Werte unterscheidet sich für alle Kammern von der zu erwarteten Häufigkeit. Der Vergleich der Randkammern zeigt, dass Kammer 1, die Richtung Süden ausgerichtet war, signifikant häufiger besucht wurde ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 49,4$ ;  $p < 0,001$ ).

Die beobachteten Ergebnisse für Versuch F (Abb. 13) sind höchst signifikant ( $\chi^2$ -Test:  $df = 6$ ;  $\chi^2 = 425,6$ ;  $p < 0,001$ ). Sie weisen deutlich von einer Normalverteilung ab. Des Weiteren zeigt die statistische Auswertung des Vergleichs der beiden Randkammern, dass die Präferenz für Kammer 1/Süden trotz/wegen der magnetischen Anomalie bestehen blieb ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 100,6$ ;  $p < 0,001$ ).

Einige der Versuche wurden während eines Praktikums von Studierenden durchgeführt. Auch wenn die Versuchsanleitung akribisch erklärt wurde und die Studierenden während der Versuche nicht lange allein gelassen wurden, konnte nicht verhindert werden, dass die Durchführung der Tests Fehlern unterlag. So ist es z. B. vorgekommen, dass Versuchstiere (trotz wiederholter Ermahnung zur Vorsicht) doppelt und auch enukleierte Tiere (Tiere, denen die Augäpfel operativ entfernt wurden) getestet worden sind. Auch wenn diese Resultate nicht in die bereits präsentierten Ergebnisse eingeflossen sind und die Stichprobe sehr gering war, sollen sie nicht unbeachtet bleiben und ebenfalls dargestellt werden.

Bei den doppelt getesteten Versuchstieren in Versuch A (Stabmagnet auf Kammer 1, die Richtung Westen ausgerichtet ist) handelte es sich um nicht-reproduktive Männchen (2372 und 2536) aus der Familie Fa 15. Betrachtet man deren Ergebnisse, so fällt auf, dass die Tiere ihre Präferenz für eine Kammer auch im zweiten Versuchsdurchlauf annähernd beibehielten (vgl. Tab. 18).

Tab. 18: Ergebnisse der doppelt getesteten Tiere (ID-Nummern 2372 und 2536) in Versuchsaufbau A für beide Versuchsdurchgänge (Test 1 und Test 2). Die fett und größer gedruckten Zahlen geben die Kammern mit den häufigsten Aufenthalten an. Der Freiheitsgrad für alle Testdurchläufe liegt jeweils bei  $df = 6$ .

	2372		2536	
Kammer	Test 1	Test 2	Test 1	Test 2
1	7	10	4	2
2	4	2	4	3
3	6	2	3	10
4	5	1	9	9
5	12	8	<b>17</b>	4
6	11	1	7	11
7	<b>15</b>	<b>36</b>	16	<b>21</b>
p	0,07	<0,001	<0,001	<0,001
$\chi^2$	11,9	111,5	23,5	30,1

In Test F (Stabmagnet auf Kammer 1, die gen Süden ausgerichtet war) wurde die Queen (ID 2472) doppelt getestet. Auch hier zeigt sich, dass die Präferenz für Kammer 1 im zweiten Testdurchlauf beibehalten wurde (Tab. 19). Die Häufigkeiten unterscheiden sich höchst signifikant von einer zufälligen Verteilung.

Tab. 19: Ergebnisse des doppelt getesteten Tieres (2472) in Versuchsaufbau F. Die fett und größer gedruckten Zahlen geben die Kammern mit den häufigsten Aufenthalten an. Der Freiheitsgrad beträgt bei beiden Testdurchläufen  $df = 6$ .

	2472	
Kammer	Test 1	Test 2
1	<b>45</b>	<b>33</b>
2	4	12
3	4	2
4	1	1
5	1	4
6	4	6
7	1	2
p	<0,001	<0,001
$\chi^2$	182,2	91

Die detaillierte Gegenüberstellung der beiden Randkammern zeigt in diesem Fall jedoch, dass die Präferenz des Tieres auf der durch die magnetische Anomalie am stärksten beeinflussten Kammer lag (Test 1:  $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 42,1$ ;  $p < 0,001$ ; Test 2:  $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 27,5$ ;  $p < 0,001$ ).

Ein nicht-reproduktives Männchen (ID 4902, Fka 1) wurde sogar dreimal in einem Versuch getestet (Kontrollversuch E, Kammer 1 ist nach Süden ausgerichtet), jedoch ergibt sich hier ein anderes Bild. Während die Präferenz für Randkammer 1 aus Versuch 1 auch im zweiten Testdurchlauf beibehalten wurde, hielt sich das Tier beim dritten Mal bevorzugt in der anderen Randkammer auf (Tab. 20). Erneut unterscheidet sich die Verteilung der Häufigkeiten von einer zufälligen Streuung. Da es sich bei diesem Versuch um einen Kontrollversuch handelte und die Intensität des Magnetfeldes weitestgehend natürlich war, zeigen diese Ergebnisse erneut, dass die Tiere sich in der unbeeinflussten Versuchsanordnung bevorzugt in einer der beiden Randkammern aufhielten. Die Intensität des Magnetfeldes war in diesen beiden Kammern annähernd gleich.

Tab. 20: Ergebnisse des dreifach getesteten Tieres (4902) im Kontrollversuch E. Die fett und größer gedruckten Zahlen markieren die Kammern mit den häufigsten Aufenthalten. Der Freiheitsgrad beträgt bei allen drei Testdurchläufen  $df = 6$ .

	4902		
Kammer	Test 1	Test 2	Test 3
1	<b>25</b>	<b>36</b>	5
2	5	13	2
3	11	2	3
4	5	1	4
5	4	0	4
6	3	2	10
7	7	6	<b>32</b>
p	<0,001	<0,001	<0,001
$\chi^2$	41,5	116,2	79,3

Der direkte Vergleich der Außenkammern zeigt ebenfalls, dass die jeweiligen Präferenzen statistisch signifikant sind und nicht zufällig sein können ( $\chi^2$ -Test: Test 1:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 10,1$ ;  $p = 0,002$ ; Test 2:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 21,4$ ;  $p < 0,001$ ; Test 3:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 19,7$ ;  $p < 0,001$ ).

Die enukleierten Tiere 6750 (King) und 7556 (Queen) zeigen ebenfalls eine Häufigkeitsverteilung, die von einer randomisierten Verteilung abweicht (Tab. 21).

Tab. 21: Ergebnisse der enukleierten Tiere in Versuch A. Die fett und größer gedruckten Zahlen markieren die Kammern mit den häufigsten Aufenthalten. Der Freiheitsgrad beträgt  $df = 6$ .

Kammer	6750	7556
1	8	3
2	1	2
3	2	3
4	4	11
5	9	4
6	11	5
7	<b>25</b>	<b>32</b>
p	<0,001	<0,001
$\chi^2$	46,4	80,9

Auch der Vergleich der beiden äußeren Kammern belegt, dass eine statistisch hoch signifikante Präferenz für die Randkammer vorlag, die am wenigstens von dem Stabmagneten beeinflusst wurde ( $\chi^2$ -Test: für 6750:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 8,8$ ;  $p = 0,005$  und für 7556:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 24,0$ ;  $p < 0,001$ ).

## 6.4 Diskussion

### 6.4.1 Effekt einer magnetischen Anomalie auf das Grabeverhalten

Die Unterscheidung in „explorierte Felder“ und „insgesamt gegrabene Strecke“, die in der Auswertung vorgenommen wird, spiegelt eine unterschiedliche Motivation der Tiere wider. Während die Anzahl der explorierten Felder auf das Neugierverhalten der Tiere hindeutet, gibt die Zahl der insgesamt gegrabenen Felder (Strecke) möglicherweise Auskunft über einen präferierten Aufenthaltsort der Tiere. Auch wenn die Tiere in jedem der beiden Teilversuche überwiegend eine der beiden Seiten der Versuchsarena präferierten und sich dort signifikant öfter aufhielten, müssen diese Ergebnisse mit Vorsicht betrachtet werden, da eine mögliche

Präferenz für eine Seite im zweiten Testdurchlauf nicht konsequent beibehalten wurde. Die drei Versuchstiere, die sich bei beiden Versuchen signifikant häufiger auf der beeinflussten Seite aufhielten, entschieden sich beim zweiten Versuch bei der ersten Entscheidung zunächst einmal gegen die Seite mit der Anomalie; im Hinblick auf die Lateralität fiel ihre Entscheidung also für die gleiche Richtung aus ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 0,2$ ;  $p = 0,65$ ). Zwei andere Tiere suchten bei dem erneuten Testdurchlauf zunächst die Seite der Versuchsarena auf, deren magnetische Bedingungen (Feldstärke) denen aus dem ersten Versuch glichen und entschieden sich somit in Bezug auf die Lateralität für eine andere Richtung ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 0,2$ ;  $p = 0,65$ ). Interessanterweise handelt es sich bei diesen beiden Tieren um die Graumulle, die in den beiden Testdurchläufen einmal die unbeeinflusste und ein anderes Mal die Seite mit der magnetischen Anomalie verstärkt aufsuchten.

Wenn man die Wahrscheinlichkeit berücksichtigt, dass die Tiere überhaupt den beeinflussten Bereich betreten, zeigt sich, dass auf der Seite mit magnetischer Anomalie signifikant häufiger die Felder besucht werden, die nicht von dem Stabmagneten beeinflusst werden ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 75,9$ ;  $p < 0,001$ ). Bei der Durchführung des Versuchs ist jedoch aufgefallen, dass die Graumulle schneller und zielstrebigter graben, wenn sie einmal Wandkontakt erhalten haben und bemüht sind, diesen Kontakt beizubehalten (vgl. Abb. 10: Tier 3428, ♀, zweiter Versuchsdurchgang), was auf eine mögliche Bequemlichkeit hindeuten könnte, da auf diese Weise lediglich eine Wand des Tunnels selbst verstärkt werden muss. In Anbetracht dessen ist die Wahrscheinlichkeit, dass die Felder direkt unter dem Magneten oder in seiner Nähe, d. h. die Felder, die von der magnetischen Anomalie beeinflusst werden und extreme Gesamtintensitäten aufweisen, nicht sehr groß, da diese in der Mitte einer Seite der Versuchsanordnung liegen. Das signifikante Ergebnis (s.o.) bedeutet also nicht, dass die Tiere den veränderten Intensitätsbereich meiden, sondern dass die Tiere eben viel lieber Wandkontakt halten. Die Graumulle dringen zum Teil überhaupt nicht in den von dem Magneten beeinflussten Bereich vor und nehmen demzufolge die veränderte Intensität gar nicht erst wahr. Lässt man bei der zurückgelegten Strecke die Felder außer Acht, die an einer Wand liegen und stellt die übrig gebliebenen Felder erneut in Relation zu den vom Stabmagneten beeinflussten Feldern, zeigt sich, dass sich die Häufigkeiten, mit denen die unterschiedlichen Bereiche aufgesucht werden, nicht mehr signifikant unterscheiden ( $\chi^2$ -Test:  $df = 1$ ;  $\chi^2 = 0,73$ ;  $p = 0,39$ ). In zukünftigen Versuchen sollten daher Stabmagnete an den Wänden platziert werden, sodass überprüft werden kann, ob die Tiere trotz veränderter Intensität diese präferierten Aufenthaltsorte beibehalten.



Vielleicht ist aber auch die Unterscheidung dieses Magnetfeldparameters für die Tiere nicht essentiell, solange sie sich nicht in ihren ausgedehnten Gangsystemen orientieren müssen. So kann die Orientierung am EMF beispielsweise wichtig sein, um die Graberichtung über größere Entfernungen (Dutzende Meter) beibehalten zu können. Möglicherweise nutzen die Tiere aber auch lediglich die Polarität des EMF zur Orientierung, sodass als Folge die Affinität für die Richtung des Magnetfeldes größer als die Aversion oder Affinität (auch das ist noch nicht eindeutig) gegenüber der magnetischen Anomalie ist. Da jedoch bekannt ist, dass die Graumulle einen Polaritätskompass nutzen und eine Änderung der Inklination die Orientierung der Tiere nicht beeinflusst (Marhold et al., 1997), stand bei diesem Versuch die Frage im Vordergrund, welchen Effekt die Anomalie auf die Intensität und somit auf das Verhalten der Tiere hatte; es war an dieser Stelle nicht vorgesehen aus den Ergebnissen Rückschlüsse auf die Rolle der Polarität zu ziehen. Zum jetzigen Zeitpunkt ist das Tier noch, abhängig davon aus welcher Richtung es sich dem Stabmagnet bzw. den beeinflussten Feldern nähert, unterschiedlichen Bedingungen ausgesetzt; wenn in zukünftigen Versuchen also ebenfalls der Einfluss der Polarität (evtl. im Zusammenhang mit einem potentiellen Einfluss der Feldstärke) untersucht werden soll, muss diese Versuchsanordnung dementsprechend angepasst werden.

Darüber hinaus handelt es sich bei dem Magnetfeld, das noch nicht von dem Stabmagneten beeinflusst wurde (siehe Kontrollversuch), nicht wirklich um ein „natürliches“ Magnetfeld, was an den Intensitätsmessungen deutlich erkennbar ist. Auf dem weitestgehend unbeeinflussten Campus der Universität Essen herrscht eine natürliche Gesamtfeldstärke von etwa 46  $\mu\text{T}$ , während die gemessenen Intensitäten beim Kontrollversuch zwischen 35,8 und 43,7  $\mu\text{T}$  (Mittelwert aller Felder 40,1  $\mu\text{T}$ ) liegen. Selbst zwischen zwei Kästchen, die unmittelbar nebeneinander liegen herrscht ein Intensitätsunterschied von bis zu 3  $\mu\text{T}$  (vgl. Kästchen 46 und 55 in Abbildung 8 A, obere Hälfte). Diese Abweichungen sind zum einen auf die Räumlichkeiten zurückzuführen, in denen die Versuche durchgeführt wurden, da bei deren Bau Stahlbeton verwendet wurde, der, ebenso wie Wasserleitungen oder Elektroinstallationen, das Magnetfeld stören kann. Des Weiteren ist es möglich, dass bei der Messung der vertikalen und horizontalen Intensität (Kontrollversuche und eigentliche Tests) Messungenauigkeiten entstanden sind, die auf die Empfindlichkeit des Teslameters zurückzuführen sind.

#### 6.4.2 Spontane Entscheidung in Anwesenheit einer magnetischen Anomalie und Konditionierung der Graumulle auf veränderte magnetische Intensitäten

Versuch 1: Es kann weder von einer Richtungspräferenz der Tiere gesprochen werden, die auf einer „Lateralität“ beruht, noch von einer Präferenz für eine bestimmte Himmelsrichtung. Bis dato kann nicht davon ausgegangen werden, dass die Tiere ihre Entscheidung von der Anwesenheit der magnetischen Anomalie abhängig machen, da keine Präferenz für eine der beiden Seiten vorliegt. Die Frage, ob die Tiere den Intensitätsunterschied gar nicht wahrnehmen können oder jener in diesem Kontext keinen Einfluss auf die Entscheidungen der Tiere hat, kann nicht geklärt werden. Möglicherweise können die Tiere nur eine Intensität wahrnehmen, die im Bereich der natürlichen Intensität des EMF liegt und verfügen, ähnlich den Vögeln (Wiltschko et al., 2006), über ein funktionelles Intensitäts-abhängiges Fenster, in dem Magnetorezeption überhaupt erst möglich ist. Da sich die Position der beiden Versuchsaapparaturen in Relation zum Heimterrarium der Tiere nicht unterschied und sich die Tiere vor Beginn des Versuchs ca. zwei Minuten in einem Plastikeimer aufhielten, ist ein *homing*-Effekt unwahrscheinlich.

Versuch 2: Die Aversion gegenüber dem Magneten und den damit künstlich veränderten Intensitäten ist aber möglicherweise auch größer, als die Belohnung, die die Tiere in Form von Futter und Zellstoff erhalten, wenn sie sich für diesen Arm des Labyrinths entscheiden; in diesem Fall würde man allerdings eine signifikante Meidung des Magnets erwarten können. Eine Konditionierung auf die Seite des Labyrinths ohne Stabmagnet könnte zumindest Aufschluss darüber geben, ob die Tiere die Intensitätsunterschiede überhaupt wahrnehmen. Eine weitere Ursache für das zweifelhafte Ergebnis könnte die fehlende Motivation der Tiere sein (bzw. der starke Trieb zur Exploration einer neuen Umgebung, der dem Hungergefühl überlegen war) oder gar ein Motivationskonflikt zwischen Vermeidung der Bestrafung vs. Belohnung. Des Weiteren ist denkbar, dass die Fähigkeit zur Unterscheidung der Magnetfeldintensitäten, falls vorhanden, von den Tieren nicht primär im Kontext der Nahrungssuche verwendet wird, sodass sie nicht fähig waren, eine kognitive Verknüpfung zwischen Feldstärke und Nahrung herzustellen.

Bei Hamstern konnte gezeigt werden, dass ein Konflikt zwischen magnetischen und nicht-magnetischen Hinweisen die magnetische Orientierung beeinflusst (Deutschlander et al., 2003). Obwohl die Graumulle auf ihren Magnetkompass vertrauen und dieser sich als nützlich im subterranean Lebensraum erweist, ist es möglich, dass die Anwesenheit nicht-

magnetischer Hinweise (z. B. olfaktorische Hinweise, da sich der Versuchsraum in unmittelbarer Nähe zum Tierraum befand) zu einem Konflikt der Hinweise geführt hat.

#### 6.4.3 Besitzen Graumulle eine Präferenz für eine bestimmte Magnetfeldintensität?

##### Experimente in der Magnetorgel

Auch hier hat sich die Anwesenheit des Stabmagneten auf die Richtung des Feldes ausgewirkt; da jedoch nur protokolliert wurde, in welcher Kammer sich die Tiere aufhielten und nicht die Position des Tieres zum Stabmagneten, ist es an dieser Stelle nicht möglich die Ergebnisse in Abhängigkeit zur Polarität zu bringen. Je nachdem, wo sich das Tier innerhalb der Kammer befindet, ob direkt unterhalb des Magneten oder versetzt daneben, ist es verschiedenen Bedingungen ausgesetzt gewesen, die nicht alle erfasst werden konnten. Die Versuchsanordnung wurde so geplant und aufgebaut, dass der Effekt, den die magnetische Anomalie auf die Intensität des EMF hat, im Vordergrund stand. Demzufolge wurde hier das Augenmerk darauf gelegt, inwieweit sich die Feldstärke bzw. Intensitätsschwankungen auf das Verhalten der Tiere auswirken und ob sich die Tiere in ihrer Präferenz für eine Randkammer (Berendes, 1999; Rintz, 2009) stören lassen und die exponierte Kammer meiden oder aber bevorzugt aufsuchen. In zukünftigen Versuchen sollte man daher darauf achten, die Polarität möglichst konstant zu halten (z. B. den Stabmagneten außerhalb der Apparatur platzieren).

Nimmt man alle Versuche, die unter der allgemeinen Beeinflussung der magnetischen Anomalie standen, zusammen, so zeigt sich, dass sich die Verteilung innerhalb der Versuchsanordnung von einer randomisierten Verteilung unterscheidet. Die Tiere bevorzugten die Kammern, die Richtung Osten (A, B, D;  $\chi^2$ -Test:  $df = 6$ ;  $\chi^2 = 63,293$ ;  $p < 0,001$ ) und Süden (F;  $\chi^2$ -Test:  $df = 6$ ;  $\chi^2 = 100,6$ ;  $p < 0,001$ ) ausgerichtet sind und zwar unabhängig davon, auf welcher Kammer der Magnetorgel der Stabmagnet platziert wurde. Diese Präferenz scheint jedoch nur in Anwesenheit des Stabmagneten ausgeprägt zu sein, da die Kontrollversuche ohne Beeinflussung der Magnetfeldstärke zum Teil ein anders Bild zeigen (C, Präferenz für Westen). Insgesamt ergeben sich für die Teilversuche, bei denen die Versuchsanordnung entlang der Ost-West-Achse ausgerichtet war (A, B, C, D;  $\chi^2$ -Test:  $df = 6$ ;  $\chi^2 = 38,2$ ;  $p < 0,001$ ) und für die Teilversuche, bei denen die Magnetorgel entlang der Nord-Süd-Achse ausgerichtet war (E, F;  $\chi^2$ -Test:  $df = 6$ ;  $\chi^2 = 149,6$ ;  $p < 0,001$ ) jeweils höchst signifikante Resultate. Auch die Tiere, die den Versuch mehrfach durchlaufen haben zeigen

(unabhängig von der herrschenden Feldstärke) eine Präferenz für die Kammern, die im Osten bzw. Süden lagen. Sollten die Ergebnisse (trotz des geringen  $n$ ) tatsächlich auf eine S-O-Neigung hindeuten, würden die Versuchstiere die Himmelsrichtungen bevorzugen, die sie auch beim Nestbau präferieren (vgl. z. B. Burda et al., 1990a). Fraglich ist jedoch, warum sich diese Präferenz nicht so eindeutig in einem der beiden Kontrollversuche (C) zeigt, der in einem weitestgehend ungestörten Magnetfeld stattgefunden hat. Auch wenn das annähernd natürliche Magnetfeld in dem Versuchsraum Intensitätsschwankungen von bis zu  $10\ \mu\text{T}$  innerhalb der sieben Kammern (also innerhalb  $\sim 133\text{ cm}$ ) aufweist, was z. B. mit dem Verbau von Stahlbeton in Wänden und Decken der Universität erklärt werden kann, führt die Anwesenheit des Stabmagneten jedoch zu ca. 5x höheren Gesamtintensitäten und ist in diesem Ausmaß keinesfalls mit natürlich vorkommenden Intensitätsschwankungen zu vergleichen.

Es ist nicht ersichtlich, dass die Tiere eine bestimmte Totalintensität präferieren, im Gegenteil, das Ergebnis der Häufigkeitsverteilungen in den Teilversuchen mit magnetischer Anomalie zeigt, dass die Tiere zweimal die Randkammer mit der höchsten Intensität bevorzugten (B, F) und zweimal jene Randkammer, die sich am weitesten von dem Stabmagneten entfernt befand (A, D).

Des Weiteren wäre es denkbar, dass die künstlich hervorgerufene Intensität des Magnetfeldes so groß ist, dass sie für die Tiere gar nicht wahrnehmbar ist. Es muss überlegt werden, ob bei den Graumullen die Möglichkeit eines Intensitäts-abhängigen funktionellen Fensters besteht, wie es auch für Vögel nachgewiesen werden konnte (Wiltschko et al., 2006), und sie daher nur auf geringe (natürliche) Schwankungen des Magnetfeldes mit einer Verhaltensänderung/-anpassung reagieren. Die Ergebnisse der unterschiedlichen Experimente zur Wahrnehmung geringer Intensitätsunterschiede müssen auch vor dem Hintergrund diskutiert werden, dass bei den Graumullen eine Adaptation an veränderte Intensitäten eventuell erst nach einer gewissen Zeit möglich ist. So sind Rotkehlchen, Gartengrasmücken und Hühner desorientiert, wenn die Intensität des lokalen Magnetfeldes um 25 % erhöht oder erniedrigt wird. Werden sie diesen Intensitäten jedoch vor Beginn des eigentlichen Versuches eine ganze Zeit lang ausgesetzt, zeigen sie anschließend das normale Zugverhalten (Wiltschko, 1972, 1974; Wiltschko et al., 2007a). Später konnte gezeigt werden, dass sich die Tiere schon innerhalb einer Stunde an ein verändertes Magnetfeld mit einer doppelt so hohen Intensität ( $92\ \mu\text{T}$ ) wie der des natürlichen lokalen Feldes gewöhnen (Wiltschko et al., 2006). Winklhofer et al. (2013) konnten zeigen, dass bei Rotkehlchen ebenfalls eine Adaptation an

ganz schwache Magnetfeldintensitäten ( $4\mu\text{T}$ ) möglich ist, auch wenn diese Anpassung länger dauert als die an hohe Intensitätswerte. Die Tiere sind also relativ schnell in der Lage sich an Intensitäten außerhalb des funktionellen Fensters ihres Magnetkompasses anzupassen und sich an das neue Aktivierungsmuster, das von Radikalpaar-Prozessen auf die Retina produziert wird, zu gewöhnen (Wiltschko et al., 2006).

In Anbetracht der Migration zwischen Süd- und Nordhalbkugel ist diese Plastizität des Magnetkompasses von enormer Bedeutung. Vorausgesetzt, dass der Magnetkompass von Graumullen auch an bestimmte Magnetfeldintensitäten geknüpft ist und dieser über ein funktionelles Fenster ähnlich dem einiger Vögel verfügt (Wiltschko et al., 2006), ist es durchaus denkbar, dass eine Wahrnehmung und Adaptation an andere Feldstärken ebenfalls eine gewisse Vorlaufzeit benötigt. Für zukünftige Versuche sollte diese Möglichkeit in Betracht gezogen und bei der Durchführung der Experimente berücksichtigt werden. Darüber hinaus könnte untersucht werden, sofern das funktionelle Fenster vorhanden und die Adaptation an andere Intensitäten möglich ist, ob die Graumulle in intermediären Intensitätsbereichen zu einer Orientierung in der Lage sind oder sich das funktionelle Fenster ähnlich dem von z. B. Rotkehlchen lediglich verschiebt aber nicht erweitert.

Angenommen, dass sich der Magnetsinn der Graumulle wirklich in der Cornea (Wegner et al., 2006) und nur in der Cornea befindet, dürften die enukleierten Tiere den Intensitätsunterschied nicht wahrgenommen und sich folglich nicht aufgrund der Magnetfeldstärke für Kammer 7 entschieden haben. Würde es sich jedoch lediglich um eine Präferenz für eine Randkammer handeln, die sich auch in den Kontrollversuchen ohne Temperatur- bzw. ohne Intensitätsunterschiede gezeigt hat, so bleibt die Frage bestehen, warum sie Kammer 1, die sich am anderen Ende der Apparatur befindet, nicht annähernd gleich oft aufgesucht haben.

Muheim et al. (2006b) vermuten, dass der Gebrauch des Magnetkompass bei Labormäusen abhängig von dem zu lösenden Problem ist und auch Phillips et al. (2013) glauben, dass einige Aufgaben eher mit lokalen denn mit globalen Hinweisen zu bewältigen sind. Wie auch an anderer Stelle erwähnt ist es denkbar, dass die Graumulle den Magnetkompass vor allem beim Nestbau und innerhalb ihrer ausgedehnten Gangsysteme nutzen und er erst bei der Orientierung über längere Distanzen wichtig ist.

## 7 Magnetorezeption bei Coruros

### 7.1 Einleitung

Bei Coruros konnte bislang in Grabe-und Nestbau-Versuchen keine Magnetorientierung nachgewiesen werden (Kemper, 1997). Da jedoch nicht ausgeschlossen werden kann, dass die gewählten Versuchsansätze für Coruros ungeeignet waren, habe ich in einem Acht-Arm-Labyrinth getestet, ob Coruros, ähnlich den Graumullen (vgl. Burda et al. 1990a) unter natürlichen Bedingungen des EMF eine (gemeinsame) Richtungspräferenz zeigen und ob die Tiere eine einmal gewählte Präferenz für die Position ihres Nestes beibehalten.

### 7.2 Material und Methode

Der Coruro, *Spalacopus cyanus*, ist ein subterranes Nagetier aus der Familie der Octodontidae (Trugratten), das endemisch in Chile lebt. Die Tiere (Abb. 14) wiegen durchschnittlich 90 g, und sind vorwiegend tagaktiv. Im Freiland leben sie in Harem-ähnlichen Gemeinschaften in unterirdischen, bis zu 600 m langen Gangsystemen (Reig, 1970; Begall, 1999; Begall et al., 1999); im Labor leben die Tiere in Multigenerationsfamilien mit ca. 15 Individuen zusammen (Begall, 1999; Begall et al., 1999). Seit 1997 werden in der Abt. Allgemeine Zoologie der Universität Essen Coruros gehalten und gezüchtet.



Abb. 14: *Spalacopus cyanus* in einem Terrarium der Essener Tierhaltung (eigene Aufnahme).

Das Experiment fand vom 13.10.2010 – 25.11.2010 zwischen 8:00 – 16:00 Uhr bei Tageslicht in einem geschützten Glasgewächshaus (ca. 2 x 4 m) statt, das auf dem Campus Essen

(Intensität ca. 45000 nT, Inklination +66°) der Universität Duisburg-Essen steht und in nord-südlicher Richtung ausgerichtet ist. Das Gewächshaus befindet sich in unmittelbarer Nähe (33 m, Richtung 158°) des Gebäudes (S05), in dem die Versuchstiere untergebracht sind. Die Tiere wurden paarweise in undurchsichtigen Plastik-Eimern aus dem Tierraum in das Gewächshaus transportiert. Das Kunststoff-Labyrinth, welches durchgehend mit transparenten Deckeln abgedeckt war, bestand aus acht Endkammern (ca. 20 cm<sup>2</sup> Grundfläche, Höhe 20 cm) die über jeweils einen Gang (Länge: 15 cm, Höhe: 8 cm) in einer zentralen Kammer (Ø 25 cm; Höhe: 35 cm) mündeten (Abb. 15). In jeder Endbox und in der gemeinsamen zentralen Kammer wurden Zellstoff-Streifen und je ein Stück Karotte verteilt. In die Zentralkammer wurde ein großer Plastikzylinder (Höhe 25 cm) gestellt, der die Tiere davon abhalten sollte, in dieser Kammer ihr Nest zu bauen.



Abb. 15: Acht-Arm-Labyrinth zur Untersuchung einer Richtungspräferenz von Coruros (Fotos: Philipp Hülsmann).

Das Labyrinth wurde auf einen 40 cm hohen Holztisch gestellt und so ausgerichtet, dass vier der Endkammern in die Hauptkardinalrichtungen des EMF zeigten, und mit einer undurchsichtigen Plastikplane abgedeckt, um gleichmäßige Lichtverhältnisse zu garantieren. Vor jedem Versuchsdurchgang wurde die horizontale und vertikale Intensität, aus der später die Gesamtintensität ermittelt werden konnte, mit dem bereits bekannten Teslameter sowie die Temperatur und die Luftfeuchtigkeit (Digital Thermohygrometer, Seriennummer C051411) gemessen. Nach jedem Versuchsdurchgang wurden alle Papierstreifen sowie mögliche Futterreste entfernt und die Apparatur mit Wasser und milder Seifenlauge gereinigt.

Den ersten Versuch habe ich mit insgesamt 14 Tieren durchgeführt (Tab. 22), die immer zu zweit in das Labyrinth gesetzt und pro Paar einmal getestet wurden.

Tab. 22: Liste der getesteten Coruros für die Untersuchung einer gemeinsamen Richtungspräferenz. Der Artname (*Spalacopus cyanus*) wird mit Sc abgekürzt.

Paar	Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Gewicht (g)	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
1	Sc (1)	3217	m	150,5	Wildfang	King
1	Sc (1)	NN	m	131,4	2008	nicht reproduktiv
2	Sc (1)	8095	w	84,4	Wildfang	nicht bekannt
2	Sc (1)	1030	w	93,2	Wildfang	nicht bekannt
3	Sc (1)	7056	w	114,5	Wildfang	nicht bekannt
3	Sc (1)	7633	w	115,6	Wildfang	nicht bekannt
4	Sc (a)	6765	m	102,7	Wildfang	nicht reproduktiv
4	Sc (a)	1083	w	94,6	Wildfang	nicht reproduktiv
5	Sc (e)	9140	m	121,5	Wildfang	nicht reproduktiv
5	Sc (e)	3268	w	97,4	Wildfang	nicht reproduktiv
6	Sc (e)	6547	w	96,7	Wildfang	nicht reproduktiv
6	Sc (e)	0140	w	102,4	Wildfang	nicht reproduktiv
7	Sc (e)	5628	w	102,8	Wildfang	nicht reproduktiv
7	Sc (e)	5577	m	132,1	Wildfang	nicht reproduktiv

Gemäß ihrem Nestbautrieb haben die Tiere damit begonnen die Zellstoffstreifen zu sammeln und in irgendeiner Kammer des Labyrinths ein Nest anzulegen. Der Versuch erstreckte sich über zwei Stunden und wurde mit Hilfe einer Webcam (Logitech QuickCam) gefilmt, die über dem Acht-Arm-Labyrinth befestigt wurde. Die Daten wurden auf einen Laptop (Asus X51) übertragen und gespeichert. Ausgewertet wurde im Anschluss die endgültige Nestposition und der minütliche Aufenthalt der Tiere, sodass pro Test maximal 240 Datenpunkte für jedes Coruro-Paar (bzw. 120 Datenpunkte pro Tier) zur Verfügung standen. Die Auswertung der Aufenthaltspräferenz erfolgte mit der Kreisstatistik Oriana 4.2. Durch den Aufbau des Acht-Arm-Labyrinths mit seiner Mittelkammer und den acht Randkammern konnten die Tiere, im Gegensatz zu einer Rundarena, nicht jede beliebige Position einnehmen, was bei der statistischen Analyse eine Gruppierung der Daten in 45°-Intervallen nach sich ziehen musste. Mit dem Rayleigh-Gleichförmigkeitstest (Rayleigh's Uniformity Test) habe ich geprüft, ob die Daten der untersuchten Gruppe randomisiert verteilt waren oder ob eine gemeinsame Präferenz für eine Richtung bestand; bei statistisch abhängigen Daten wurde zusätzlich der Hotelling's Test herangezogen, der neben dem Mittelvektor auch die Länge des Vektors bei der statistischen Auswertung zweiter Ordnung berücksichtigt. Der Mittelvektor ( $\mu$ ) zeigt die durchschnittliche Richtung der Aufenthaltspräferenz an.



In einem zweiten Versuch wurde eine individuelle Richtungspräferenz der Tiere untersucht. Dazu wurden vier Coruro-Paare (Tab. 23), davon drei bekannte Paare aus Versuch 1, jeweils zehn Mal in dem oben beschriebenen Versuchsaufbau getestet. Da es jedoch nur auf die endgültige Nestposition der Tiere ankam, wurden die Versuchsdurchläufe nicht gefilmt, sondern nur die Kammer notiert, in der das Nest gebaut wurde.

Tab. 23: Liste der getesteten Coruros für die Untersuchung einer individuellen Richtungspräferenz. Der Artname (*Spalacopus cyanus*) wird mit Sc abgekürzt.

Paar	Familie	Tier (ID)	Geschlecht	Gewicht (g)	Geburtsjahr	Reproduktionsstatus
1	Sc (1)	3217	m	150,5	Wildfang	King
1	Sc (1)	NN	m	131,4	2008	nicht reproduktiv
6	Sc (e)	6547	w	96,7	Wildfang	nicht reproduktiv
6	Sc (e)	0140	w	102,4	Wildfang	nicht reproduktiv
7	Sc (e)	5628	w	102,8	Wildfang	nicht reproduktiv
7	Sc (e)	5577	m	132,1	Wildfang	nicht reproduktiv
8	Sc (1)	4022	w	90,7	2008	nicht reproduktiv
8	Sc (1)	4583	m	124,9	2008	nicht reproduktiv

### 7.3 Ergebnisse

Im ersten Teilversuch präferierte jedes der Coruro-Paare eine andere Kammer (Tab. 24). Da von den Tieren durch die vorgegebenen Kammern der Versuchsaapparatur nur die vier Kardinals- und Zwischenrichtungen eingenommen werden konnten, wurden die Werte für die mittlere Richtung entsprechend dieser Einschränkung an die nächstmögliche Kammerrichtung angepasst. Die mittlere Richtung aller getesteten Tiere liegt bei  $62,6^\circ$  (Rayleigh-Test:  $r = 0,1$ ;  $Z = 0,13$ ;  $p = 0,88$ ; Hotelling's Test:  $F = 0,43$ ;  $p = 0,66$ ;  $n = 14$ ).

In der Kammer, die von den Tieren am häufigsten besucht wurde, wurde letztendlich auch das Nest gebaut (Abb. 16). Bei zwei Coruro-Paaren konnte am Ende des Versuchs kein eindeutiges Nest erkannt werden, sodass die Kammer gewertet wurde, in der sich die Tiere bevorzugt aufgehalten haben (Paar 2:  $135^\circ$ ; Paar 5:  $180^\circ$ ). Es ist keine gemeinsame Richtungspräferenz beim Nestbau erkennbar (Abb. 16; Rayleigh Test:  $\mu = 135^\circ$ ;  $r = 0,35$ ;  $Z = 0,88$ ;  $p = 0,43$ ;  $n = 7$ ).

Tab. 24: Anzahl der Aufenthalte in den einzelnen Kammern im Acht-Arm-Labyrinth. Jedes der getesteten Coruro-Paare wird mit einer anderen Farbe dargestellt. Die roten Zahlen markieren jeweils die Kammer, in der die Tiere ihr Nest gebaut haben. In der letzten Spalte ist mittlere Richtung (°) des jeweiligen Paares angegeben; und zwar die tatsächlich ermittelte Richtung (Zahl vor der Klammer) und die durch den vorgegebenen Versuchsaufbau nächstmögliche Kammer/Richtung (Zahlen in Klammern). Der Artname (*Spalacopus cyanus*) wird mit Sc abgekürzt.

Tier (ID)	Kammer (°)								Mittlere Richtung (°)
	0	45	90	135	180	225	270	315	
3217	8	55	5	0	0	1	6	14	26 (45)
NN	7	57	7	2	3	5	10	12	29 (45)
8095	6	16	5	19	6	5	10	6	97 (90)
1030	5	8	5	13	1	4	10	3	93 (90)
7056	5	3	7	11	10	44	9	15	227 (225)
7633	11	5	4	4	9	50	10	10	239 (225)
6765	49	5	10	12	5	7	11	6	3 (0)
1083	29	8	9	10	6	7	20	7	339 (0)
9140	3	3	7	10	22	5	2	52	290 (270)
3268	10	4	4	12	27	8	5	32	252 (270)
6547	2	4	88	5	0	0	1	10	85 (90)
0140	6	2	85	3	2	0	4	11	82 (90)
5628	2	3	4	4	85	6	1	6	180 (180)
5577	1	6	3	9	88	2	0	6	175 (180)

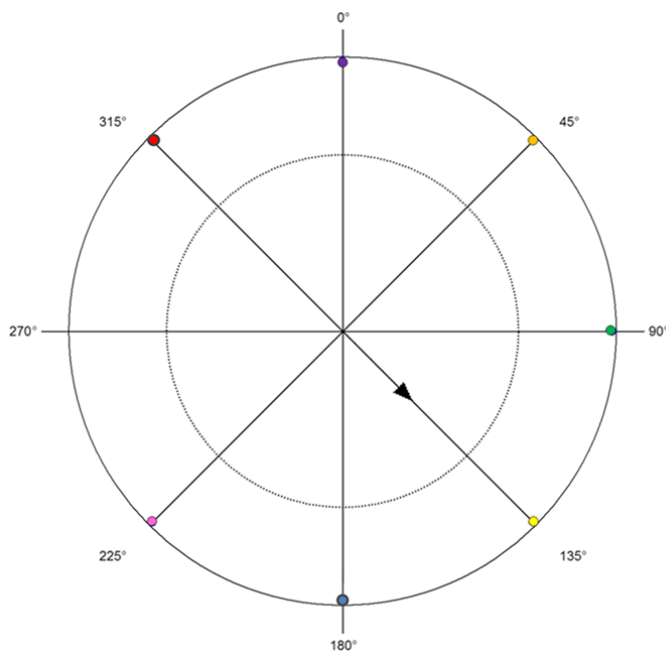


Abb. 16: Grafische Darstellung der Ergebnisse zur Untersuchung einer gemeinsamen Richtungspräferenz von Coruros ( $n = 7$  Paare). Anguläre Daten zeigen, dass keine gemeinsame präferierte Richtung beim Nestbau vorliegt. Jeder Punkt repräsentiert die Position eines Nestes bzw. die Position der präferierten Kammer jedes Coruro-Paares. Die Richtung des Mittelvektors über alle Versuche wird durch den Pfeil angezeigt. Die Länge des Pfeils repräsentiert den  $r$ -Wert (Länge des Mittelvektors), der gepunktete Kreis im Inneren symbolisiert das Signifikanzlevel von 0,05.

Die gepoolten Daten für die männlichen Coruros (516 Datenpunkte) resultieren in einer mittleren Richtung von  $30^\circ$  bzw. gerundet  $45^\circ$  (Rayleigh-Test:  $r = 0,15$ ;  $Z = 11,6$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 5$ ), bei den Weibchen (861 Beobachtungen) ergibt sich eine mittlere Richtung von  $144,1^\circ$  (Rayleigh-Test:  $r = 0,16$ ;  $Z = 21,3$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 9$ ), welche sich bei einer Rundung auf die nächst mögliche Richtung ( $135^\circ$ ) wieder mit der für den Nestbau präferierten Kammer deckt. Bei einer Auswertung, die nur die Kammern einbezog, in denen letztendlich das Nest gebaut wurde, haben weder die männlichen noch die weiblichen Coruros eine signifikante Richtungspräferenz gezeigt (Tab. 25).

Eine Aufteilung nach Familien ergab ebenfalls eine signifikante Präferenz für eine bestimmte Kammer, wenn alle Daten bzw. Beobachtungen in Betracht gezogen wurden (Rayleigh-Test: Sc (1):  $\mu = 353,7^\circ$  (gerundet:  $0^\circ$ );  $r = 0,09$ ;  $Z = 4,2$ ;  $p = 0,01$ ;  $n = 521$ ; Sc (a):  $\mu = 354^\circ$  (bzw.  $0^\circ$ );  $r = 0,31$ ;  $Z = 19$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 201$  und Sc (e):  $\mu = 139,3^\circ$  (bzw.  $135^\circ$ );  $r = 0,3$ ;  $Z = 60,4$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 655$ ). Doch auch hier zeigte sich, dass sich nur das Ergebnis der Familie Sc (e) von einer randomisierten Verteilung unterschied, wenn man lediglich die Nestpositionen berücksichtigte (Tab. 25). Bei den Familien Sc (a) und Sc (e) deckte sich die mittlere präferierte Richtung mit der mittleren Richtung der Kammer, in der das Nest gebaut wurde.

Tab. 25: Nestpositionen chilenischer Coruros (exakte Position des Nests für jedes Tier bzw. Paar) und Ergebnisse des Rayleigh-Tests ( $\mu$ ,  $r$ ,  $Z$ ,  $p$ ) getrennt nach Geschlecht und Familie. Für jede Gruppe wurde ein Mittelvektor berechnet, der durch seinen Winkel ( $\mu$ ) und seine Länge ( $r$ ) charakterisiert wird. Bei den mittleren Richtungsvektoren ( $\mu$ ) ist die tatsächlich ermittelte Richtung (Zahl vor der Klammer) und die durch den vorgegebenen Versuchsaufbau nächstmögliche Kammer/Richtung (Zahlen in Klammern) angegeben. Sc=*Spalacopus cyanus*.

Nestposition (°)	Geschlecht		Familie		
	Männchen	Weibchen	Sc (1)	Sc (a)	Sc (e)
0	1	1	0	2	0
45	2	0	2	0	0
90	0	2	0	0	2
135	0	2	2	0	0
180	2	2	0	0	4
225	0	2	2	0	0
270	0	0	0	0	0
315	0	0	0	0	0
$\mu$ (°)	73,7 (90)	152,4 (135)	135	0	153,43 (135)
$r$	0,30	0,49	0,37	1	0,77
$Z$	0,46	2,18	0,82	2	3,51
$p$	0,66	0,11	0,46	0,14	0,02

Die Auswertung des zweiten Experimentes zeigte, dass lediglich Paar 1 eine höchst signifikante Richtungspräferenz besitzt (Rayleigh-Test:  $r = 0,8$ ;  $Z = 6$ ,  $p < 0,001$ ;  $n = 10$ ) und das Nest wiederholt in der Kammer baute, die Richtung Nordwest ( $304^\circ$  bzw. gerundet auf die nächst mögliche Kammer:  $315^\circ$ ) ausgerichtet war. Die anderen Paare zeigten beim Nestbau keine signifikante Vorliebe für eine bestimmte Kammer/Himmelsrichtung (vgl. Tab. 26).

Tab. 26: Verteilung der Coruro-Nester im Acht-Arm-Labyrinth und Ergebnisse des Rayleigh-Tests ( $\mu$ ,  $r$ ,  $Z$ ,  $p$ ). Für jedes Paar wurde ein Mittelvektor berechnet, der durch seinen Winkel ( $\mu$ ) und seine Länge ( $r$ ) charakterisiert wird. Bei den mittleren Richtungsvektoren ( $\mu$ ) ist die tatsächlich ermittelte Richtung (Zahl vor der Klammer) und die durch den vorgegebenen Versuchsaufbau nächstmögliche Kammer/Richtung (Zahlen in Klammern) angegeben.

Richtung ( $^\circ$ )	Paar 1	Paar 6	Paar 7	Paar 8	gesamt
0	0	1	3	1	5
45	0	1	1	0	2
90	1	0	2	3	6
135	0	0	2	0	2
180	0	0	0	0	0
225	0	1	0	4	5
270	3	1	2	1	7
315	6	2	0	1	9
$\mu$ ( $^\circ$ )	304 (315)	$315^\circ$	42,8 (45)	233,9 (225)	310,4 (315)
$r$	0,8	0,6	0,3	0,2	0,5
$Z$	6	2	1	0,4	1,2
$p$	$< 0,001$	0,73	0,37	0,09	0,08

## 7.4 Diskussion

Coruros zeigten im Gegensatz zu den Graumullen (Burda et al., 1990a) keine gemeinsame artspezifische Richtungspräferenz (Versuch 1) für den Nestbau, eine individuelle Präferenz konnte in Versuch 2 lediglich bei Paar 1 (N-W-Richtung) vermutet werden, die anderen Coruros schienen ihre Nester eher zufällig gebaut zu haben (Tab. 25 und Abb. 16). Bei Tieren, die kein Nest gebaut haben, wurde die Kammer gewertet, in der sich die Tiere bevorzugt aufhielten (ähnlich der Studie von Oliveriusová et al. (2012), die die

Himmelsrichtung der Aufenthaltsorte bei Silbermullen, *Heliophobius argenteocinereus*, gewertet haben, da diese unter Laborbedingungen kein Nest bauen).

Die vermutete Familien- bzw. Geschlechterpräferenz zeigt sich lediglich in einer bevorzugten Richtung beim Explorieren der Versuchsanlage, jedoch nicht immer beim Anlegen der Nester; nur Familie Sc (e) zeigt beim Nestbau eine signifikante Präferenz für die Kammer, die Richtung Süden ( $180^\circ$ ) ausgerichtet ist. Betrachtet man die Position der Heimterrarien der Familien im Tierraum fällt auf, dass die Längsausrichtung bei zwei von drei Familien grob auf einer anderen Achse liegt als die gemeinsame mittlere Richtungspräferenz (Sc (1): Heimterrarium  $90^\circ/270^\circ$ , Richtungspräferenz  $173,9^\circ/353,9^\circ$ ; Sc (a): Heimterrarium  $0^\circ/180^\circ$ , Richtungspräferenz  $174^\circ/354^\circ$ ; Sc (e): Heimterrarium  $0^\circ/180^\circ$ , Richtungspräferenz:  $139,3^\circ/319,3^\circ$ ). Um eine Aussage darüber treffen zu können, ob das beobachtete Verhalten signifikant ist, sind jedoch weitere Experimente mit höherer Stichprobenzahl notwendig. Des Weiteren sollte die Polarität mit Hilfe einer Helmholtzspule geändert werden, um zu überprüfen ob die Richtungspräferenzen unter diesen Bedingungen ebenfalls einem analogen Shift unterliegen.

Möglicherweise war der Zeitpunkt der Untersuchungen ungünstig gewählt, da die tagaktiven Tiere ihre endgültige Richtungspräferenz beim Nestbau erst dann zeigen könnten, wenn sie sich abends/nachts wirklich zur Ruhe begeben. Darüber hinaus konnten trotz der benutzten Plane keine einheitlichen Lichtverhältnisse in dem Gewächshaus gewährleistet werden und auch die klimatischen Bedingungen waren nicht konstant (Temperatur:  $14,1^\circ\text{C} \pm 2,7^\circ\text{C}$ ; Luftfeuchtigkeit:  $35,9\% \pm 6,9\%$ ). Sollten ausgerechnet während der zweistündigen Versuchsdauer Störungen (z. B. massiver Baulärm zum Zeitpunkt der Untersuchung auf dem Campus Essen) aufgetreten sein, könnten diese das Verhalten und die Aktivität der Coruros beeinträchtigt haben. Das Gewächshaus, in dem die Versuche durchgeführt wurden, ist magnetischer, elektrischer und elektromagnetischer Strahlung der Umgebung ausgesetzt und auch die notwendigen technischen Geräte (Kamera, Laptop) im Gewächshaus können zu einem inhomogenen Magnetfeld ( $41,2 \mu \pm 0,3 \mu$ ) geführt haben. Engels et al. (2014) konnten zeigen, dass Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) nicht in der Lage waren ihren Magnetkompass zu nutzen, wenn sie in einer ungeschützten Holzhütte anthropogenem elektromagnetischem Rauschen ausgesetzt waren. In abgeschirmten und geerdeten Aluminiumhütten, in denen das Rauschen in einem Frequenzbereich von 50 kHz bis 5 MHz abgeschwächt wurde, war die Orientierungsleistung der Vögel jedoch nicht beeinträchtigt (Engels et al., 2014). Diese Studie zeigt, wie wichtig es ist unter kontrollierten

und kontrollierbaren Versuchsbedingungen zu arbeiten und dass sich eine Investition dieser Art, so kostspielig sie auch zunächst sei, längerfristig bei verhaltensbiologischen Untersuchungen bezahlt machen würde.

Bis zum jetzigen Zeitpunkt konnte nicht nachgewiesen werden, dass Coruros im unbeeinflussten EMF beim Bau ihrer Nester eine bestimmte Richtung bevorzugen und auch meine Untersuchungen konnten leider nicht dazu beitragen eine solche Präferenz aufzuzeigen. Möglicherweise orientieren sich die Tiere beim Anlegen ihrer Nester nicht an den magnetischen Hinweisen, nutzen diese aber, ähnlich den Blindmäusen (*Spalax ehrenbergi*, Kimchi & Terkel, 2001) beim Bau ihrer Gangsysteme. Ebenso denkbar wäre es, dass nur innerhalb bestimmter Familien (nachgewiesen für Bathyergidae und Spalacidae) überhaupt Richtungspräferenzen auftreten. Während Ansell-Mulle (*Fukomys anselli*, Burda et al., 1990a) beim Nestbau und Blindmäuse (Kimchi & Terkel, 2001) beim Anlegen ihrer Tunnel eine Präferenz für die südöstliche Richtung zeigen, Riesengraumulle (*F. mechowii*) und Silbermulle (*Heliophobius argenteocinereus*) die westliche Himmelsrichtung bevorzugen (Oliveriusová et al., 2012) konnte bei Tuco-Tucos (*Ctenomys talarum*) bislang keine Richtungspräferenz nachgewiesen werden (Schleich & Antinuchi, 2004). Vielleicht ist bei Coruros, die wie *C. talarum* der Familie Octodontoidae angehören, eine solche Vorliebe ebenfalls nicht vorhanden. Zukünftig könnten noch weitere Arten (z. B. *F. micklei*) aus den bereits getesteten Familien untersucht werden, um diese Hypothese zu verifizieren oder zu falsifizieren und darüber hinaus noch Versuche mit subterranean Vertretern anderer Familien (z. B. Geomyidae) der Ordnung Rodentia durchgeführt werden.

## 8 Magnetorezeption bei größeren Säugetieren

### 8.1 Magnetische Ausrichtung beim grasenden und ruhenden Hausrind, Reh- und Rotwild

#### 8.1.1 Einleitung

Eine Vielzahl von Organismen ist in der Lage das magnetische Feld der Erde und seine Parameter zur Orientierung zu nutzen (siehe Kapitel 5.5). Eine genaue experimentelle Untersuchung der Magnetorientierung bei Großsäugern, basierend auf einer entsprechend ausreichenden Stichprobengröße, fehlte jedoch bislang oder besaß lediglich anekdotischen Charakter (z. B. Magnetorientierung bei Walen und Pferden; siehe Wiltschko & Wiltschko, 1995).

Diese Tatsache machte eine Analyse größerer Säugetierarten im Hinblick auf die Magnetorezeption interessant und notwendig. Bisherige Untersuchungen der Magnetorientierung bei Säugetieren stützten sich auf *homing* oder Lern- bzw. Konditionierungsversuche (vgl. z. B. Mather & Baker, 1981; Deutschlander et al., 2003; Kimchi & Terkel, 2001; Kimchi et al., 2004; Muheim et al. 2006; Holland et al., 2006a; Phillips et al., 2013), während spontane, angeborene magnetische Antworten nur bei wenigen Säugetierarten (vgl. z. B. Burda et al., 1990a; Burda et al., 1991; Marhold et al., 1997, 2000; Kimchi & Terkel, 2001; Oliveriusová et al., 2012) erforscht wurden.

Schon seit Jahrzehnten werden Luftbilder benutzt um Tiere zu suchen (Albertz, 2007) und auch im Rahmen dieser Arbeit wurde sich unter Anderem der Google Earth-Aufnahmen bedient; mit einfachen, nicht-invasiven Methoden (Analyse von Luftbild- und Satellitenaufnahmen, Feldbeobachtungen, Messen sog. Betten im Schnee) ist es uns gelungen, die magnetische Ausrichtung von Rindern (*Bos primigenius taurus*), Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*) zu untersuchen (Begall et al., 2008) und das Wissen um die Magnetwahrnehmung größerer Säugetiere entscheidend voranzubringen.

Sofern nicht anders gekennzeichnet basieren die nachfolgenden Kapitel (Material und Methode, Ergebnisse, Diskussion) sowie die dargestellten Abbildungen und Tabellen auf dem Artikel „Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer“ (Begall, et al., 2008), der in der Fachzeitung PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United



States of America, Impaktfaktor: 9.38 (2008)) veröffentlicht wurde und an dem ich als Koautorin beteiligt gewesen bin.

### 8.1.2 Material und Methode

Mit Google Earth können Flugzeugaufnahmen und Satellitenbilder der gesamten Welt betrachtet werden. Die normale Ansicht der Aufnahmen ist dabei nach Norden ausgerichtet (Sauerwald & Weckerlin, 2007), kann jedoch auf Wunsch geändert werden. In jedem Bild sind geometrische und physikalische Informationen, aber auch räumliche Beziehungen gespeichert, wie die Angabe der Koordinaten, die Bodenerhebung, die Sichthöhe sowie das Bildaufnahmedatum. Die Daten sind allgemein nicht älter als von 2004 (Zwick, 2007), wobei „die Aktualität und Qualität der Bilder in Google Earth (...) abhängig von der Wichtigkeit des fotografierten Gebiets“ (<http://www.gearth.de/google-earth.php>) ist. Aufnahmen von besonders guter Qualität wurden aus Flugzeugen gemacht, Bilder mit größerer Auflösung stammen von Satelliten (<http://www.gearth.de/google-earth.php>). Die insgesamt jedoch gute Auflösung (ein Pixel  $\triangleq$  15m x 15x) der Aufnahmen ermöglicht es dem Nutzer sogar kleine Objekte wie z. B. frei lebende Tiere zu beobachten und zu zählen, da diese sich mit genügend Kontrast von ihrer Umgebung abheben.

Um geeignete Rinderweiden zu finden, suchten wir auf der einen Seite ungezielt den virtuellen Globus nach Herden ab (Begall et al., 2008), auf der anderen Seite aber auch vorsätzlich in Ländern, in denen wir viele Rinderherden vermuteten (z. B. Indien, Niederlande, Texas). Einmal auf Individuen einer Herde gestoßen, erwies es sich als nützlich, im Umkreis dieser Weide nach weiteren Herden zu suchen, da die Wahrscheinlichkeit auf angrenzenden Weiden erneut fündig zu werden, sehr groß war. Die ausgewählte Höhe über Normalnull war abhängig von der Auflösung und bewegte sich zwischen 45 und 1730 m. Bilder von schlechter Auflösung wurden nicht in die Analyse mit einbezogen. Es wurde besondere Vorsicht darauf verwendet nur Weiden auf dem flachen Land auszuwerten, wobei die Hanglage dabei unter 5% liegen musste. Die Weiden sollten landeinwärts liegen mit einem Mindestabstand zu einer Küste von 2 km. Die Lokalitäten durften sich nicht in der Nähe von Wasserflächen, einer menschlichen Siedlung (Mindestabstand 25 m) oder in direkter Umgebung von Hochspannungsleitungen, Eisenbahnstrecken etc. (Mindestabstand 150 m) befinden. Ebenfalls wurden Rinder, die sich auf Trampelpfaden bewegten, an Futtertrögen oder Tränken aufhielten von einer weiteren Analyse ausgeschlossen. Auch

Kälber, die sich in unmittelbarer Nähe zur vermeintlichen säugenden Mutterkuh befanden und somit in einem rechten Winkel zu ihr standen, wurden nicht analysiert, da die Wahrscheinlichkeit zu groß war, dass die Position auf der Weide demnach anderen Faktoren als der Magnetausrichtung unterlag. Zwischen grasenden, ruhenden und sich bewegenden Individuen wurde nicht unterschieden. In die Aufzeichnungen flossen beide Geschlechter und diverse Rassen von Milchkühen und Schlachtrindern ein.

Da eine Unterscheidung zwischen Kopf und Hinterteil der Tiere nicht immer leicht und in manchen Fällen ganz und gar unmöglich war, wurde nur die Längsachse der Tiere mit Hilfe des Powerpoint-Zeichenwerkzeuges mit einer geraden Linie markiert und die Richtung separat für jedes Tier mit einer Gradskala mit 10°-Schritten auf 5° genau bestimmt (Abb. 17).



Abb. 17: Luftbild (Teilausschnitt) einer Kuhweide in Frankreich (45°44'51.79" N und 1°22'13.36" O, Höhe 330 m über dem Meeresspiegel). Die weißen Striche markieren die Längsachse der Rinder (n = 7), deren Ausrichtung mit der aufliegenden Gradskala bestimmt wurde. Quelle: Google Earth.

Die abgelesenen Werte wurden in das Kreisstatistikprogramm Oriana 2.0 (Kovach Computing) eingefügt und axial ausgewertet, was schließlich nach einer bidirektionalen Analyse verlangte, d. h. dass die Daten vor der Analyse gedoppelt wurden (modulo 360). Der sich daraus ergebende Durchschnittsvektor wurde anschließend umgewandelt, weshalb sich

das Intervall zwischen  $0^\circ$  und  $180^\circ$  erstreckt. Da die Vermutung nahe lag, dass sich Tiere einer Herde nicht unabhängig voneinander orientieren (Leitkuh-Effekt), kalkulierten wir einen einzelnen Durchschnittsvektor pro Weide, der in den weiteren Analysen (Rayleigh-Test) verwendet wurde und Aufschluss über eine Gruppen-spezifische Richtung gibt (Begall et al., 2008). Alle axialen Daten werden im Folgenden in Form von  $XX^\circ/XX^\circ$  (N-S) angegeben.

Insgesamt bestimmten wir so die Richtungen von 8510 Kühen auf 308 zufällig ausgewählten Lokalitäten (Weiden) von sechs verschiedenen Kontinenten (Tab. 27): Afrika (Marokko, Südafrika), Asien (Indien), Australien, Europa (Belgien, Dänemark, Deutschland, Frankreich, Großbritannien, Irland, Niederlande, Russland), Nordamerika (Connecticut, Kansas, Massachusetts, Montana, New York, Oregon, Texas) und Südamerika (Argentinien).

Tab. 27: Übersicht der ausgewerteten Rinder aufgelistet für die einzelnen Kontinente, auf denen die Kuhweiden mittels Google Earth gefunden wurden.

Kontinente	Anzahl der Herden	Anzahl der Tiere
Afrika	33	972
Asien	25	291
Australien	28	1019
Europa	111	1488
Nordamerika	73	3034
Südamerika	38	1706
Alle Herden	308	8510

Um zu überprüfen, ob geografisch Nord oder magnetisch Nord die Körperausrichtung besser voraussagt, untersuchten wir Weiden an Lokalitäten mit hoher Deklination (Connecticut:  $-14.8^\circ$ ; Massachusetts:  $-14.7^\circ$ ; New York:  $-14^\circ$ ; Australien:  $+8^\circ$ ; Montana:  $+10^\circ$ ; Oregon:  $+17.5^\circ$ ). Der Watson  $U^2$ -Test wurde benutzt um auf signifikante Unterschiede zwischen den zwei Durchschnittsvektoren zu testen, die die Ausrichtung der Kühe von Lokalitäten mit hoher negativer und hoher positiver Deklination repräsentieren. Dieser Test wurde für geografisch Nord und magnetisch Nord separat durchgeführt. Da geografisch Nord und magnetisch Nord nicht exakt übereinstimmen, und Google Earth<sup>TM</sup> (wie alle Landkarten) auf geografisch Nord eingestellt ist, muss die Deklination, die an der jeweiligen Position (Weide) herrscht, korrigiert werden. Für die Korrektur der Durchschnittsvektoren der Deklination nutzten wir die Formel: Durchschnittswert mN = Durchschnittswert gN – Hauptdeklination) modulo 180. Um magnetische Parameter für jede einzelne Lokalität für die Periode 2000-2007 (Stufenabmessung 1 Jahr) zu bekommen, nutzten wir den Online-Kalkulator des National Geophysical Data Center

([www.ngdc.noaa.gov/seg/geomag/jsp/IGRFWMM.jsp](http://www.ngdc.noaa.gov/seg/geomag/jsp/IGRFWMM.jsp)) und mittelten die Deklination für die entsprechenden 8 Jahre. Die korrigierten Durchschnittsvektoren wurden anschließend mit dem Rayleigh-Test auf Uniformität getestet  $Z=nr^2$  (Signifikanzlevel für  $\alpha = 0.01$  festgesetzt). Da Wiederholungen des Experimentes mit denselben Rinderherden nicht möglich ist, konnten nur Statistiken 1. Ordnung durchgeführt werden. Die Berechnungen wurden für alle Lokalitäten zusammen und für jede Lokalität einzeln durchgeführt.

Desweiteren erfassten wir die Körperposition von Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*) in der Tschechischen Republik (Begall et al., 2008). Dabei basierten die axialen Daten der Tiere auf dem Ausmessen der Betten von Tieren, die im Schnee geruht haben und auf direkten Beobachtungen grasender oder ruhender Tiere (Tab. 28).

Tab. 28: Übersicht des ausgewerteten Rot- und Rehwildes (separiert nach Position/Aktivität), die mittels direkter Beobachtung und Analyse der Betten untersucht wurden.

Position/Aktivität	Rotwild		Rehwild	
	Anzahl der Herden	Anzahl der Tiere	Anzahl der Herden	Anzahl der Tiere
Betten	24	917	21	430
grasend	16	145	152	1080
ruhend			28	402
Alle Lokalitäten	40	1062	201	1912

Die Betten waren über den tiefen Wald des Šumava Nationalparks (Tschechische Republik) verteilt. Grasendes Rehwild wurde zu unterschiedlichen Tageszeiten im Winter 2007/2008 in einer Vielfalt von Habitaten in diversen Regionen der Tschechischen Republik beobachtet. Tiere, die ganz offensichtlich sonnenbadeten, wurden nicht berücksichtigt. Die Tiere bemerkten den Beobachter nicht oder reagierten nicht auf ihn. Es wurden nur grasende oder ruhende, d. h. ungestörte Tiere ausgewertet. Stehende oder sich bewegende Tiere wurden nicht berücksichtigt. Klimatische Daten (Wind, Sonne, Temperatur) wurden zum Zeitpunkt der Beobachtung der grasenden Tiere oder am Tag, bevor die Betten vermessen wurden, erfasst. Alle Richtungen wurden mit einem Kompass auf 5° genau gemessen. Bei den direkt beobachteten grasenden und ruhenden Tieren konnte zwischen Kopf und Hinterteil unterschieden werden (anguläre Daten); die Daten der Betten waren zum Teil angulär, zum Teil jedoch auch bidirektional. Um die Daten der ruhenden und grasenden Tiere mit den Daten der Betten vergleichen zu können, wurden alle Daten axial ausgewertet. Wie bei den Rindern wurde auch bei Reh- und Rotwild nur ein Durchschnittsvektor pro Lokalität gebildet. Um auf signifikante Abweichungen von einer uniformen Verteilung der

Durchschnittsvektoren zu testen, wurde erneut der Rayleigh-Test angewandt. Alle zirkulären Statistiken wurden mit Oriana 2.0 (Kovach Computing) kalkuliert.

### 8.1.3 Ergebnisse

Die Körperachsen von Rindern von 308 ausgewerteten Weiden zeigten eine signifikante Abweichung von einer zufälligen Verteilung (Rayleigh Test,  $p < 0,00001$ ) mit einer Präferenz für eine annähernd nord-südliche Richtung (Mittelvektor:  $5,4^\circ/185,4^\circ$  mit geografisch Nord als Referenz). Da bei den meisten ausgewerteten Weiden magnetisch und geografisch Nord nah beieinander lagen und somit die Deklination sehr klein war, zeigen die Tiere, auch auf magnetische Nord bezogen, eine nord-südliche Orientierung (Mittelvektor:  $6,4^\circ/186,4^\circ$ ,  $p < 0,00001$ ). Betrachtet man die Weiden der einzelnen Kontinente separat, zeigen die Tiere eine axiale Körperausrichtung Richtung Nord-Süd (Tab. 29, Abb. 18).

Tab. 29: Ergebnisse der kreisstatistischen Analyse für die axialen Richtungen der untersuchten Rinder von sechs Kontinenten. Für jede Herde wurde ein Mittelvektor berechnet, der durch seinen Winkel ( $\mu$ ) und seine Länge ( $r$ ) charakterisiert wird.  $\mu$  wird in  $XX^\circ/XX^\circ$  (N-S) angegeben. Die Werte in Klammern repräsentieren das 99%-Konfidenzintervall (mit Bezug auf Nord).

Kontinent	Mittelvektor		Zirkuläre SD	Rayleigh Test, Z	Rayleigh Test, p
	$\mu$	r			
Afrika	$30,9^\circ/210,9^\circ$ (17,6-44,1)	0,608	$28,6^\circ$	12,21	0,00000157
Asien	$3,7^\circ/183,7^\circ$ (353,5-13,9)	0,748	$14,2^\circ$	15,35	0,00000008
Australien	$12,1^\circ/192,1^\circ$ (359,4-24,7)	0,668	$25,7^\circ$	12,49	0,00000088
Europa	$1,2^\circ/182,2^\circ$ (350,0-12,4)	0,422	$30,9^\circ$	19,78	$< 0,00000001$
Nordamerika	$347,5^\circ/167,5^\circ$ (159,1-176,0)	0,634	$27,4^\circ$	29,33	$< 0,00000001$
Südamerika	$32,0^\circ/212,0^\circ$ (21,4-42,7)	0,675	$25,4^\circ$	17,33	$< 0,00000001$
alle Herden	$6,4^\circ/186,4^\circ$ (0,7-12,2)	0,486	$34,4^\circ$	72,77	$< 0,00000001$

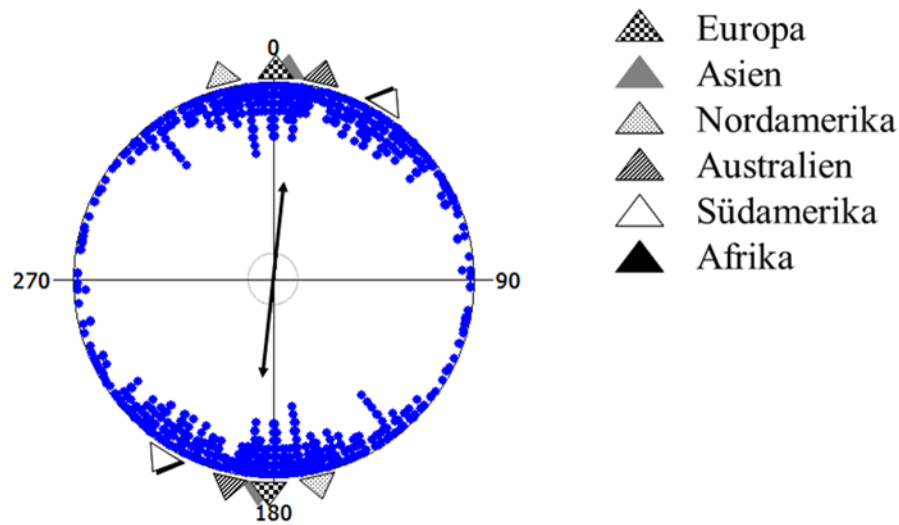


Abb. 18: Histogramm der untersuchten Rinder. Jedes blaue Paar Datenpunkte (lokalisiert an den gegenüberliegenden Seiten des Einheitskreises) repräsentiert die Richtung des axialen Mittelvektors über die Körperposition der Tiere einer Lokalität. Der doppelspitzige Pfeil markiert den Haupt-Mittelvektor über alle Lokalitäten. Die Länge dieses Pfeils zeigt den r-Wert (die Länge des Mittelvektors) an, der gestrichelte Kreis im Inneren des Einheitskreises repräsentiert das Signifikanzniveau von 0,01. Die Dreiecke, die außerhalb des Einheitskreises positioniert wird, indizieren die Mittelvektoren der Rinder für die einzelnen Kontinente (kariert: Europa; grau: Asien; gepunktet: Nordamerika; gestreift: Australien; weiß: Südamerika; schwarz: Afrika).

Um beurteilen zu können, ob geografisch oder magnetisch Nord einen größeren Einfluss für die Körperausrichtung der Rinder darstellt, wurden Weiden von Lokalitäten ausgewertet, bei denen natürliche positive bzw. negative Deklinationswerte zu finden sind.

Tab. 30: Geografisch Nord (gN) versus magnetisch Nord (mN) als Referenz für die Körperorientierung der Rinder von allen Lokalitäten mit hohen bzw. niedrigen Werten für die Deklination. Lediglich Herden mit einem Mittelvektor  $> 0,05$  wurden in die Analyse mit einbezogen.  $\mu$  ( $XX^\circ/XX^\circ$ ) und  $r$  geben Winkel und Länge des Mittelvektors an. Die Werte in Klammern repräsentieren das Konfidenzintervall von 99% (mit Bezug auf Nord).

Deklination	Mittelvektor gN		Mittelvektor mN		Anzahl der Herden	Anzahl der Rinder
	$\mu$	$r$	$\mu$	$r$		
positiv	11,7°/191,7° (4,1-19,2°)	0,85	358,7°/187,7° (350,7-6,7°)	0,83	31	1052
negativ	333,3°/153,3° (318,5-348,1°)	0,85	347,5°/167,5° (332,7-2,3°)	0,85	11	223

Die Hauptvektoren, die für diese Lokalitäten berechnet wurden, unterscheiden sich signifikant, wenn geografisch Nord als Referenz genutzt wurde ( $U^2 = 0,39$ ;  $p < 0,001$ ). Benutzte man magnetisch Nord als Bezugsgröße, war der Unterschied zwischen den Hauptvektoren nicht signifikant ( $U^2 = 0,15$ ;  $p > 0,1$ ). Dieses Ergebnis zeigt, dass magnetisch

Nord einen besseren Einflusswert für die beobachtete Ausrichtung entlang der Nord-Süd-Achse darstellt als der geografische Nordpol (Tab. 30).

Um eine mögliche Beeinflussung der Sonnenposition auf die Position der Rinder beurteilen zu können, führten wir eine zirkuläre Korrelation (Oriana 2.0) für diese Parameter durch (Begall et al., 2008). Wir untersuchten den Sonnenstand indirekt durch die Auswertung der Schattenpositionen. Dabei wurden nur Bilder ausgewählt, auf denen die Richtung des Schattens eindeutig identifiziert werden konnte ( $n = 103$  Lokalitäten). Die Körperorientierung der Tiere war unabhängig von der Sonnenposition, da es keine signifikante Korrelation zwischen den axialen Schattenwürfen (als Indikator für die Sonnenposition) und der Körperachse der Tiere gab (Zirkuläre Korrelation;  $r = 0,159$ ;  $n = 103$  Herden).

Die Körperachse von grasenden ( $n = 152$  Herden) und ruhenden Rehen ( $n = 28$  Herden) unterschied sich ebenfalls signifikant von einer zufälligen Verteilung und zeigte eine Ausrichtung in annähernd nord-südlicher Richtung (Rayleigh Test;). Auch die Körperausrichtung von grasenden Hirschen ( $n = 16$  Herden) zeigte eine signifikante Abweichung von einer zufälligen Verteilung mit einer Präferenz für eine nord-südliche Richtung (Rayleigh Test). Die Betten befinden sich im gleichen Bereich (Rehwild:  $n = 21$  Herden; Rotwild:  $n = 24$  Herden; Tab. 31 und Abb. 19).

Tab. 31: Ergebnisse der kreisstatistischen Analyse für die axialen Richtungen des untersuchten Rot- und Rehwildes der Tschechischen Republik. Für jede Herde wurde ein Mittelvektor berechnet, der durch seinen Winkel ( $\mu$ , in  $XX^\circ/XX^\circ$  (N-S) angegeben) und seine Länge ( $r$ ) charakterisiert wird. Die Werte in Klammern repräsentieren das 99%-Konfidenzintervall (mit Bezug auf Nord).

	Position der Tiere	Mittelvektor		Zirkuläre SD	Rayleigh Test, Z	Rayleigh Test, p
		$\mu$	$r$			
Rotwild	Betten	10,5°/190,5°	0,90	13°	19,52	< 0,0001
	grasend	9,7°/189,7°	0,86	16°	11,68	< 0,0001
	alle Lokalitäten	10,2°/190,2° (4,4-16,0)	0,88	14,3°	31,17	< 0,0001
Rehwild	Betten	7,6°/187,6°	0,86	15,9°	15,44	< 0,0001
	grasend	9,0°/189°	0,81	18,6°	99,75	< 0,0001
	ruhend	10,7°/190,7°	0,93	10,7°	24,35	< 0,0001
	alle Lokalitäten	9,1°/189,1° (5,8-12,3)	0,83	17,4°	139,07	< 0,0001

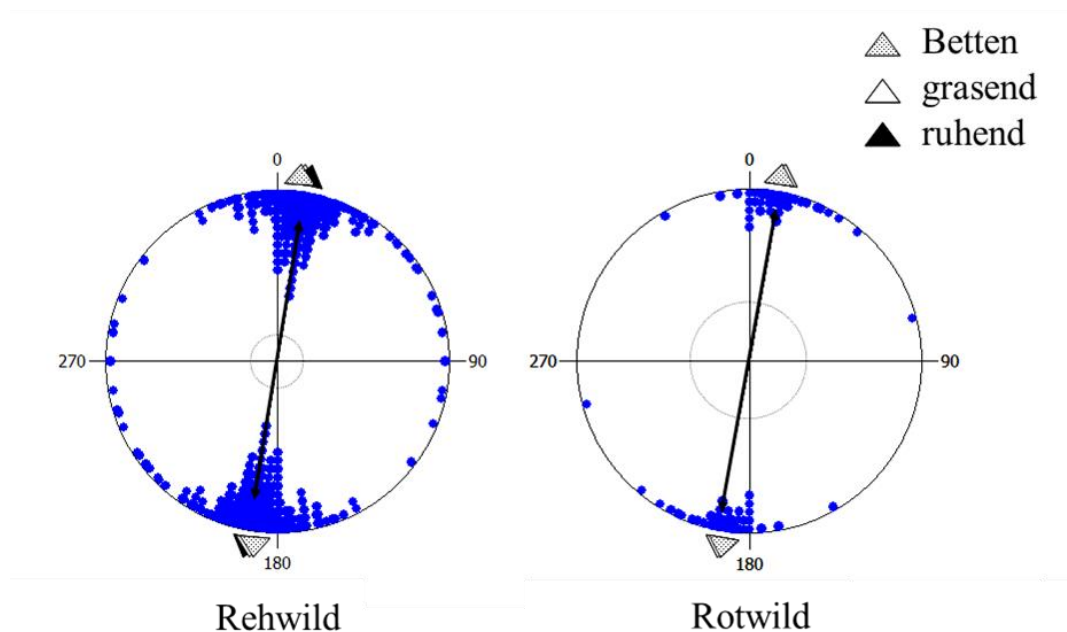


Abb. 19: Histogramme des untersuchten Reh- (links) und Rotwildes (rechts). Jedes blaue Paar Datenpunkte (lokalisiert an den gegenüberliegenden Seiten des Einheitskreises) repräsentiert die Richtung des axialen Mittelvektors über die Körperposition der Tiere einer Lokalität. Der doppelstimmige Pfeil markiert den Haupt-Mittelvektor über alle Lokalitäten. Die Länge dieses Pfeils zeigt den r-Wert (die Länge des Mittelvektors) an, der gestrichelte Kreis im Inneren des Einheitskreises repräsentiert das Signifikanzniveau von 0,01. Die Dreiecke, die außerhalb des Einheitskreises positioniert wird, indizieren die Mittelvektoren der grasenden (weiß) und ruhenden (schwarz) Tiere, sowie den Mittelvektor über die Betten (gepunktet) im Schnee.

Die direkte Beobachtung der Tiere erbrachte, dass die Mehrheit der grasenden und ruhenden Tiere nach Norden blickt (anguläre Daten für das Rehwild: Mittelvektor  $13,2^\circ$ ;  $r = 0,62$ ;  $n = 166$  Herden; anguläre Daten für das Rotwild: Mittelvektor  $34,3^\circ$ ;  $r = 0,47$ ;  $n = 16$  Herden). Wenn sich die Tiere zur Sicherung ihrer Umgebung umblicken drehen sie nur ihre Köpfe, nicht aber ihren Körper bzw. ihre Körperachse. Ihre Körperrichtung wird nur für kurze Perioden geändert, wenn sie weiterziehen um an einer neuen Stelle zu grasen.

Auch hier gab es keine signifikante Korrelation zwischen Sonnenstand (repräsentiert durch die Tageszeit) und Position der Tiere (Zirkuläre Korrelation;  $r = 0,002$ ).

#### 8.1.4 Diskussion

Es ist bekannt, dass einige Tiere (z. B. Insekten, Vögel) in der Lage sind polarisiertes Licht zu erkennen, sodass sie sich, selbst an bewölkten Tagen, mit Hilfe des Sonnenkompasses (vor allem für die Navigation über längere Distanzen) orientieren können (Wehner, 1976; Muheim et al., 2006a). Diese Tiere sind grundsätzlich tagaktiv und verfügen über einen besonders ausgeprägten Sehsinn. Im Gegensatz dazu sind Wiederkäuer den ganzen Tag über aktiv mit mehreren nächtlichen Perioden des Grasens, auch im tiefen Winter. Der Bau der Retina



spricht eindeutig gegen die Fähigkeit polarisiertes Licht wahrzunehmen (L. Peichl, H. Wässle, pers. Mitt.). Desweiteren ist es möglich, dass die Tiere sich auch an Landmarken orientieren, was in Anbetracht ihrer ursprünglichen Habitate (z. B. dichte Wälder, Grasland, Steppe) jedoch unwahrscheinlich scheint.

Auch im Hinblick auf die Thermoregulation, d. h. auf die Kontrolle und Aufrechterhaltung der inneren Körperkerntemperatur ist die Sonne von großer Bedeutung und kann in dem Zusammenhang unterschiedliche Bedeutungen und Einfluss auf die Körperausrichtung haben. Sonnenbaden zeigt sich bei Tieren an kalten, sonnigen Tagen, meist in den Morgenstunden (bei Google Earth erkennbar an langen Schattenwürfen) nach kalten Nächten. Die Tiere stehen so zueinander, dass sie nicht im Schatten anderer Tiere stehen und grasen dabei in der Regel nicht. Wir konnten keine Aufnahmen finden, bei denen die Tiere dieses Verhalten zeigten. Stehen Rinder extrem unter Hitzestress, grasen sie nicht und versuchen im Schatten eines Baumes, wenn vorhanden, Schutz zu suchen. Es wurden daher keine Bilder berücksichtigt, die die Vermutung aufkommen ließen, dass die Tiere unter Hitzestress stehen könnten. In den frühen Morgenstunden und späten Nachmittagsstunden, wenn die Sonne tief steht, könnten die Tiere sich so ausrichten, dass sie nicht in die Sonne sehen müssen, um ständiges Blinzeln zu vermeiden. In diesem Fall würde dieses Verhalten in einer Ost-West-Ausrichtung der Tiere resultieren. Dieser Aspekt kann mit Sicherheit für die meisten Satellitenbilder (kurze Schatten) ausgeschlossen werden. Würden sich die Rinder hinsichtlich der Sonne orientieren, sollten sie ihre Position dementsprechend im Lauf des Tages verändern. Das war hier nicht der Fall. Wir setzten die Daten in Beziehung zur Sonne, welche sich in der Regel gut über den Schattenwurf erkennen ließ, und erhielten eine randomisierte Verteilung (Begall et al., 2008). Demzufolge gab es keine Korrelation zwischen der Schattenrichtung und der Orientierung der Kühe. Bei der direkten Beobachtung von Rehwild konnte dieses Verhalten beobachtet werden, jedoch flossen diese Tiere nicht in die Auswertung mit ein. Bei allen Beobachtungen von grasendem oder ruhendem Rot- und Rehwild, das in die Auswertung aufgenommen wurde, konnte Thermoregulation als ein das Verhalten der Tiere beeinflussender Faktor sicher ausgeschlossen werden. Thermoregulation hat ebenfalls keinen Einfluss bei den Nachtbeobachtungen und bei der Ausrichtung der Betten. Darüber hinaus konnte keine Korrelation zwischen der Position des Rehwildes und der Tageszeit, zu der die Beobachtungen gemacht wurden, festgestellt werden, sodass die Position der Sonne als eine die Orientierung der Tiere beeinflussbare Größe vernachlässigt werden kann. Die direkten Beobachtungen fanden überwiegend an bewölkten Tagen oder

während der Nächte (Betten im Schnee) statt, sodass auch für das Reh- und Rotwild eine Ausrichtung aufgrund von Vermeidung des Sonnenlichtes, um nicht blinzeln zu müssen, ausgeschlossen werden kann.

Die signifikante Körperausrichtung der Rinder, des Rot- und Rehwildes könnte ebenfalls ein Hinweis für eine mögliche Anemotaxis sein. Die Anemotaxis beschreibt die Orientierungsreaktion eines Tieres in Bezug zum Wind, hin (positive Anemotaxis) oder von ihm weg (negative Anemotaxis). Die Tiere wären in kalten Wintern mit starken Winden darum bemüht, so wenig Konvektionswärme wie möglich zu verlieren und würden sich demzufolge parallel mit den Winden ausrichten, um dem Wind eine möglichst kleine Oberfläche bzw. Angriffsfläche zu bieten. In warmen Sommermonaten würde man hingegen erwarten, dass die Tiere sich senkrecht in den Wind stellen um so eine möglichst große exponierte Fläche zu schaffen, die vom Wind gekühlt werden kann (Olson & Wallander, 2001). Würde es sich beim Wind also um den primären, die Ausrichtung der untersuchten Rinder bestimmenden Faktor handeln, müsste man davon ausgehen, dass windige (und nicht windstille) Bedingungen auf den analysierten Weiden, die sowohl zeitlich als auch geografisch verteilt waren, vorherrschten. Des Weiteren müsste man annehmen, dass diese Winde stark waren und hauptsächlich aus nördlicher oder südlicher Richtung bliesen. Das wäre jedoch höchst unwahrscheinlich, da in der nördlichen Hemisphäre westliche Winde und in der südlichen Hemisphäre südöstliche Winde überwiegen und die Luftströmung gewöhnlich von der Corioliskraft umgelenkt wird und folglich dazu tendiert mehr ost-westlich als nord-südlich zu folgen (Encyclopedia of the Atmospheric Environment, [www.ace.mmu.ac.uk/eae/Climate/Older/Wind\\_Belts.html](http://www.ace.mmu.ac.uk/eae/Climate/Older/Wind_Belts.html)). Darüber hinaus zeigen Windatlanten übereinstimmend, dass die vorherrschenden Winde in den betreffenden Ländern über das Jahr verteilt sehr variabel, aber meist Westwinde sind. Regional und lokal sind schwächere Winde sehr veränderlich über das Jahr. Zusammengefasst: würde Wind den die Ausrichtung bestimmenden Faktor darstellen, müsste eher eine zufällige Verteilung der Körperausrichtung erwartet werden (wenn der Wind schwach oder gänzlich vernachlässigbar war, wie es bei den meisten Weiden der Fall war) oder eine west-östliche oder nordwest-südöstliche Ausrichtung der Rinder (bei starken Winden, denen sich die Tiere entgegenstellen). Auch für das Verhalten des ruhenden Reh- und Rotwildes kann Wind als beeinflussender Faktor ausgeschlossen werden, da die Tiere zum Ruhen gezielt nach windgeschützten Plätzen tief im Wald suchen (und selbst wenn es hätte windig sein können, ist der Wind in einem Wald gedämpft und ändert seine Richtung lokal und unvorhersehbar).

Die meisten untersuchten Betten waren frisch und rührten von der vorangegangenen Nacht. Die klimatischen Daten für diese betreffenden Nächte zeigten windstille Situationen oder Winde, die aus verschiedenen Richtungen bliesen. Da die direkte Beobachtung des Reh- und Rotwildes hauptsächlich während windstiller Tage (oder während Tagen, an denen der Wind vernachlässigbar war, da er aus verschiedenen Richtungen zu unterschiedlichen Aufnahmezeitpunkten und an unterschiedlichen Aufnahmeorten blies) stattfand, kann eine Anemotaxis, in diesem Fall, ausgeschlossen werden.

Des Weiteren kann die Körperausrichtung der Tiere aufgrund des Geländereiefs ausgeschlossen werden. Beim Grasen wird der Kopf wahrscheinlich nur für kurze Zeit bergab gehalten, da diese Position negative Auswirkung auf den Blutkreislauf haben könnte, sodass davon ausgegangen werden kann, dass sich die Tiere parallel zu einem Hang bewegen würden. Nichtsdestotrotz wurden nur Tiere ausgewertet, die sich auf Weiden auf dem flachen Land befanden; Tiere auf Weiden mit einer Hanglage  $> 5\%$  blieben unberücksichtigt.

Da klimatische Faktoren wie Wind, Sonne oder Temperatur offenbar keine gemeinsamen gerichteten Schlüsselfaktoren darstellen, die die Ausrichtung erklären könnten, schlussfolgern wir, dass das Magnetfeld den einzigen gemeinsamen Faktor darstellt, der für das beobachtete Verhalten verantwortlich gemacht werden kann (Begall et al., 2008). Die Analyse der Tiere auf Weiden an Lokalitäten mit besonders hoher bzw. besonders niedriger Deklination liefert außerdem einen gesicherten Beweis dafür, dass das Magnetfeld der verantwortliche Schlüsselreiz ist.

## **8.2 Extrem niedrig-frequente elektromagnetische Felder stören die magnetische Ausrichtung von Wiederkäuern**

### 8.2.1 Einleitung

Um einen weiteren Beweis dafür zu liefern, dass die gerichtete Präferenz bei der Körperausrichtung auf die Wahrnehmung des magnetischen Feldes zurückzuführen ist, untersuchten wir die Körperorientierung von Tieren auf Weiden, deren natürliches geomagnetisches Feld durch die Anwesenheit von Hochspannungsmasten und -leitern gestört wurde (Burda et al., 2009). Davon ausgehend, dass es sich bei dem beobachteten Verhalten um eine magnetische Ausrichtung handelt, sollte diese in Anwesenheit künstlicher magnetischer Leiter gestört werden. Auch an dieser Stelle möchte ich darauf hinweisen, dass

die nachfolgenden Kapitel (Material und Methode, Ergebnisse, Diskussion) sowie Tabellen und Abbildungen auf dem Artikel „Extremely low-frequency electromagnetic fields disrupt magnetic alignment of ruminants“ (Burda et al., 2009) basieren, der ebenfalls in der Fachzeitschrift PNAS (Impaktfaktor: 9.432 (2009)) publiziert wurde und an dem ich als Koautorin mitbeteiligt gewesen bin.

Ein Netz von Hochspannungsleitungen überträgt Spannungen zwischen 110 kV und 380 kV und schafft ein künstliches elektrisches Feld. Die Frequenz der allgemeinen Stromversorgung in Deutschland liegt bei 50 Hz, was bedeutet, dass sich die Polarität der Felder 100 mal pro Sekunde ändert und es sich somit um niederfrequente Felder (0 Hz bis 1 MHz) handelt, welche von den hochfrequenten Feldern von z. B. Radio- und Mobilfunksendern unterschieden werden müssen. Niederfrequente Felder können fast gänzlich unbeeinflusst viele Materialien durchdringen und „bilden sich nur in der unmittelbaren Nähe spannungs- bzw. stromführender Leiter aus“ (Forschungsstelle für Elektropathologie, 2011). Je größer der Abstand z. B. zu einem Strommast, desto geringer die Dichte der Feldlinien, was mit einer Abnahme der Totalintensität des Feldes einhergeht. Hochspannungsmasten aus Stahl fälschen das natürliche geomagnetische Feld innerhalb eines Radius von bis zu 30 m ab. Hochspannungsleitungen produzieren ein alternierendes Magnetfeld (AMF), das der elektrischen Stromstärke zurechenbar ist, mit einer Frequenz von 50/60 Hz und erzeugen damit die so genannten extrem niedrig-frequenten magnetischen Felder (ELFMF). Diese Felder sind direkt unter den Hochspannungsleitungen in der Mitte des Bereiches zwischen zwei Strommasten am höchsten (bis zu 15  $\mu\text{T}$ /380 kV, 8  $\mu\text{T}$ /220 kV und 5  $\mu\text{T}$ /110 kV), wo das Durchhängen der Leiter die Leitungen nah an die Oberfläche bringt (Abb. 20). Die magnetische Flussdichte verringert sich mit zunehmendem Abstand zu den Stromleitungen, sodass die Dichte Werte von 1  $\mu\text{T}$  bei ca. 70 m (380 kV), 45 m (220 kV) und 20 m (110 kV) Entfernung zu der Mittellinie erreicht (Forschungsstelle für Elektropathologie, München, 2011; Hamza, 2005; Olsen, 1993).

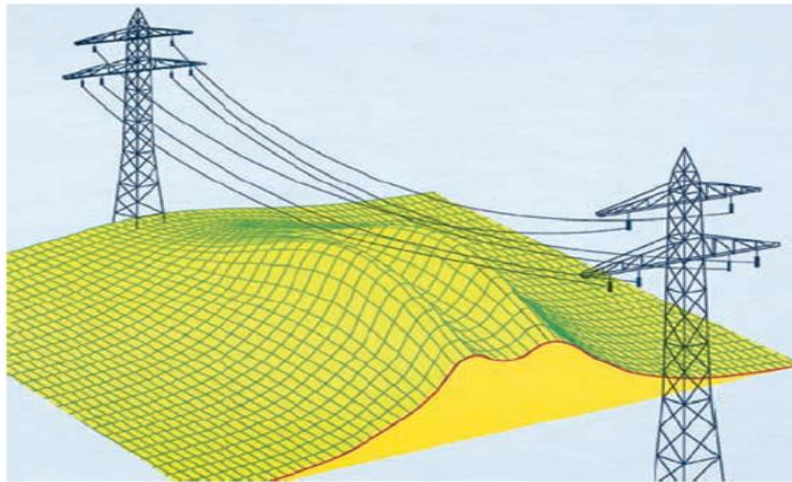


Abb. 20: Darstellung der Feldstärke zwischen stromdurchflossenen Leitern. In der Mitte zwischen den beiden Hochspannungsmasten erreicht das Feld seinen Höchstwert, während es nach außen und zu den Strommasten hin abnimmt, was hier am Querprofil der magnetischen Flussdichte dargestellt ist. Quelle: Forschungsstelle für Elektropathologie, 2011.

Anderen Messungen zufolge liegen die maximalen Werte des Magnetfeldes, denen Menschen und Tiere ausgesetzt sind, sogar noch darunter und steigen auf 80% (von 3,4 auf 6,2  $\mu\text{T}$  für 380 kV), wenn sich die Position von Nähe der Strommasten zur Region des Stromflusses ändert (Ozen, 2008). Die Stärke des Feldes um einen stromdurchflossenen Leiter (Hochspannungsleitungen oder Strommasten) ist demnach abhängig von der Spannung, der Stromstärke und dem Durchhang der Freilandleitungen. Darüber hinaus ergibt sich jedoch eine weitere Abhängigkeit von der Form der Leiterseile.

Die zunehmende Nutzung des Stroms geht einher mit einer immer höher werdenden Strahlenbelastung, der der Mensch ausgesetzt ist. Es ist hinreichend bekannt, dass elektrischer Strom Auswirkungen auf den Gesundheitszustand des Menschen hat. Während frühere Studien hauptsächlich den Zusammenhang von Krebs und Stromleitungen darstellten (z. B. Bell et al., 1992), wird mittlerweile davon ausgegangen, dass in Gegenwart netzfrequenter Magnetfelder Krebserkrankungen durch einen Abfall der nächtlichen Melatonin-Produktion (Melatonin-Hypothese) bzw. durch eine generelle Störung des Biorhythmus erklärt werden können (Vanderstraeten et al., 2012).

Auch das Risiko an Alzheimer oder seniler Demenz zu erkranken ist bei Personen deutlich höher, wenn diese in der Nähe (50 m) von Stromleitungen (220-380 kV) leben, bei einer Entfernung  $> 50$  m nimmt das Risiko einer Erkrankung deutlich ab (Huss et al., 2008). Auch der Faktor Zeit spielt dabei eine wichtige Rolle. So konnte nachgewiesen werden, dass

die Wahrscheinlichkeit an einer dieser Krankheiten zu erkranken umso höher ist, je länger man in der Nähe von Stromleitungen lebt. Ein Nachweis für den Zusammenhang zwischen Hochspannungsleitungen und anderen neurodegenerativen Krankheiten wie z. B. Parkinson oder Multiple Sklerose konnte bislang nicht erbracht werden (Huss et al. 2008). Des Weiteren wird diskutiert, dass magnetische Felder sich negativ auf die Fertilität, Keimzellenentwicklung, Schwangerschaft und Embryonalentwicklung auswirken (Grümmer et al., 2008). Magnetische Felder führen zu Schwankungen im EEG (Bell et al., 1992) und gehen meist mit einem Abfall der elektrischen Aktivität des Gehirns einher. „In this view, the field interacts with membrane bound or intracellular structures in specialized neurons or neuroepithelial cells, resulting in an afferent signal.“(Carrubba et al., 2007, S. 356). Die Tatsache, dass diese Signale als Antwort auf ein magnetisches Feld auftreten, lässt darauf schließen, dass ein menschlicher Magnetsinn existiert, auch wenn dieser bislang nicht eindeutig nachgewiesen werden konnte (vgl. aber Baker, 1984). Auch Radio-Transmitter, Mobiltelefone, Radarstationen etc. produzieren hochfrequente Felder im kHz-, MHz- und GHz-Bereich, die einen weiteren Parameter zur magnetischen Umwelt beisteuern und in der unmittelbaren Umgebung der Quellen sehr stark sind. Diese anthropogenen Felder stören nicht zwangsläufig die Kompassorientierung von Zugvögeln und Brieftauben, jedoch konnten vermehrt Streuungen im Orientierungsverhalten nachgewiesen werden (Wiltschko & Wiltschko, 1995). Darüber hinaus beeinträchtigen niedrig-frequente Magnetfelder ( $0,2 \mu\text{T}$  –  $1 \text{ mT}$ ) das räumliche Gedächtnis bei Nagetieren (McKay & Persinger, 2007; Burger et al., 2010) und auch eine vorübergehende Hemmung der Melatoninsekretion konnte nachgewiesen werden (Phillips & Deutschlander, 1997; Fuller et al., 2002). Bisherige Studien untersuchten jedoch hauptsächlich die Auswirkungen unterschiedlicher Intensitäten oder die unterschiedliche Dauer der Aussetzung in einem Magnetfeld, während nur wenige Arbeiten auch das Alter der Versuchstiere diskutierten. Bei Ratten konnte gezeigt werden, dass Alters-abhängige Unterschiede bestehen und vor allem jüngere Tiere anfällig für den störenden Effekt sind (Selmaoui & Touitou, 1999). Eine Studie, die ebenfalls an Ratten durchgeführt wurde, machte deutlich, dass die Hemmung der Melatonin-Produktion bei dieser Art Magnetfeld erst nach vier (oder mehr) Wochen auftrat (Wake et al., 2000).

So lag die Vermutung nahe, dass eine Störung des natürlichen EMF durch Hochspannungsmasten und -leitungen auch Auswirkungen auf die Ausrichtung der Wiederkäuer haben könnte, die den oszillierenden Feldern mehr oder weniger dauerhaft ausgesetzt sind. Wir analysierten also erneut die Satellitenaufnahmen und Luftbildaufnahmen

von Rinderherden und untersuchen die Körperausrichtung von Rehen direkt im Feld und stellten die Vermutung auf, dass die ruhenden und grasenden Rinder bzw. das Rehwild unter Stromleitungen und in der Nähe von Strommasten desorientiert sind im Vergleich zu der beobachteten Ausrichtung außerhalb des Einflusses der lokalen Störungen (Burda et al., 2009).

### 8.2.2 Material und Methode

In der Folgestudie zur Untersuchung der magnetischen Ausrichtung in Abhängigkeit von Hochspannungsleitungen wurde dieselbe Methode zur Analyse der axialen Körperausrichtung verwendet, wie bereits oben beschrieben. In diesem Fall wurde jedoch mit Hilfe von Google Earth nach Rindern gesucht, die sich unter oder in der Nähe von Hochspannungsleitungen und Strommasten aufhielten (Abb. 21). Zu diesem Zweck wurde die Linien-Funktion von Google Earth genutzt, bei der mit einem virtuellen Lineal Abstände (Luftlinie) zwischen zwei Punkten berechnet werden können. Es wurde ausschließlich nach Rindern unter Großmasten gesucht, um zu gewährleisten, dass diese Tiere in einem gewissen Radius alle einem ähnlichen Feld ausgesetzt waren. Die stromdurchflossenen Leiter erzeugen inhomogene Felder, was bedeutet, dass die Richtung und die Intensität in Abhängigkeit von der Distanz stehen.

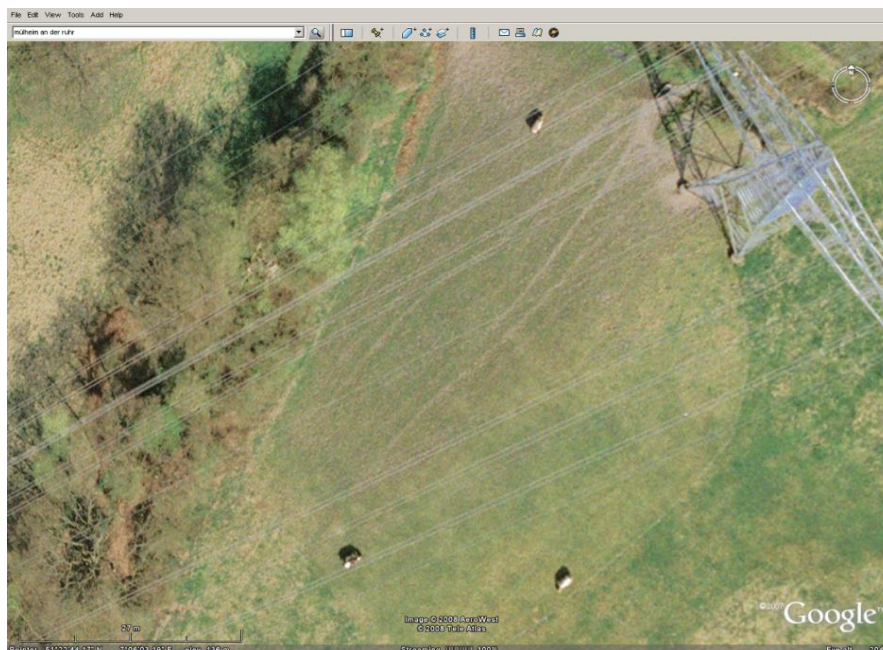


Abb. 21: Drei Rinder auf einer Weide (Mülheim an der Ruhr, 51°22'44.17" N, 7°06'03.19" E, Höhe 136 m), über die eine Hochspannungsleitung verläuft.

Obwohl die Standards für epidemiologische Studien (WHO, 2007) Aufenthalte, die bis zu 300 m von 380 kV Hochspannungsleitungen entfernt sind, als „magnetischen Feldern ( $< 0,1 \mu\text{T}$ ) ausgesetzt“ erachten, berücksichtigten wir nur Rinder, die nicht mehr als 150 m von Hochspannungsleitungen entfernt standen bei der Analyse, um die Wahrscheinlichkeit eines nachweisbaren Effektes zu erhöhen. Wir analysierten 1699 Rinder von 153 Lokalitäten in Belgien, Deutschland, Großbritannien und den Niederlanden (Burda et al., 2009). Die Anzahl der Weiden mit unterschiedlichen Ausrichtungen der Hochspannungsleitungen war ausgeglichen (33 Weiden mit N-S-Hochspannungsleitungen ( $0 \pm 20^\circ$ ), 41 mit O-W-Hochspannungsleitungen ( $90 \pm 20^\circ$ ), 39 mit NW-SO-Hochspannungsleitungen ( $135 \pm 20^\circ$ ) und 40 mit NO-SW-Hochspannungsleitungen ( $45 \pm 20^\circ$ ). Für die Analyse der Rinder, die direkt neben Hochspannungsleitungen gefunden wurden, berechneten wir die gleiche Anzahl von zufällig ausgewählten Weiden ( $n = 25$ ) für jede Richtung der Hochspannungsleitungen und analysierten nur Rinder, die sich weniger als 5 m seitlich der äußeren Leiter befanden.

Die Körperausrichtung von grasendem oder ruhendem Rehwild ( $n = 653$  in 47 Herden) direkt unter Hochspannungsleitungen oder nicht mehr als 20 m entfernt davon, wurde in der Tschechischen Republik durch direkte Beobachtung von Januar bis Dezember 2008 untersucht. Da keine Aufenthalte von Rehwild gemacht werden konnten, das 50-150 m von den Leitungen entfernt stand, setzten wir die Distanz auf 50 m herab. Typischerweise präferiert das Rehwild auf offener Landschaft mit Hochspannungsleitungen die Nähe der Strommasten. Dieses Verhalten könnte daran liegen, dass das Areal um den Strommast herum normalerweise nicht kultiviert ist und höheres Gras sowie Büsche mehr Schutz bieten. Mehr als die Hälfte der beobachteten Tiere hielt sich in der Nähe von Strommasten auf. Die Kontrolldaten für Rot- und Rehwild entnahmen wir unserer zuvor veröffentlichten Studie (Rinder:  $n = 1488$  in 111 Lokalitäten in Europa; Rehwild:  $n = 1912$  in 201 Lokalitäten in der Tschechischen Republik; vgl. Begall et al., 2008).

Wir berechneten wieder einen Durchschnittsvektor pro Herde, um statistisch unabhängige Daten zu erlangen (Burda et al., 2009). Nur für die Analyse der Rinder, die sich in unterschiedlichen Entfernungen (0-5 m, 6-19 m, 20-49 m, 50-100 m, 101-150 m) zu N-S- und O-W-Stromleitungen aufhielten verwendeten wir axiale Daten der einzelnen Individuen und nicht die der ganzen Herde. Die Gruppe der Tiere, die eine Entfernung von 101-150 m von den Hochspannungsleitungen aufwies, stellte zu wenige Daten bereit um die Analyse durchführen zu können.



Erneut wurde der Rayleigh-Test benutzt um signifikante Abweichungen von einer zufälligen Verteilung der Durchschnittsvektoren der Herden bewerten zu können. Der Watson-Williams F-Test wurde angewendet um zu bestimmen, ob sich die Hauptachsen von zwei oder mehr Stichproben signifikant unterscheiden und der Mardia-Watson-Wheeler-Test wurde verwendet, um zu bestimmen, ob zwei oder mehr Verteilungen identisch waren. Alle zirkulären Statistiken wurden wieder mit Oriana 2.0 (Kovach Computing) berechnet.

### 8.2.3 Ergebnisse

Während die Kontroll-Rinder, ausgewertet auf europäischen Weiden unbeeinflusst von oberirdischen Hochspannungsleitern in einem Radius von mindestens 500 m, ihre Körperlängsachse signifikant entlang der Nord-Süd-Achse ausrichteten ( $1,2^\circ/181,2^\circ$ ;  $r = 0,422$ ;  $p > 10^{-8}$ ;  $n = 111$  Herden), waren Rinder, die auf Weiden unter oder in unmittelbarer Nähe ( $< 150$  m) von Hochspannungsleitern grasten, zufällig verteilt (Abb. 22). Das bedeutet, dass keine Präferenz bezüglich ihrer Körperachsenorientierung für eine bestimmte Richtung vorliegt (Hauptachse:  $80,1^\circ/260,1^\circ$ ;  $r = 0,11$ ;  $p = 0,169$ ;  $n = 153$  Lokalitäten).

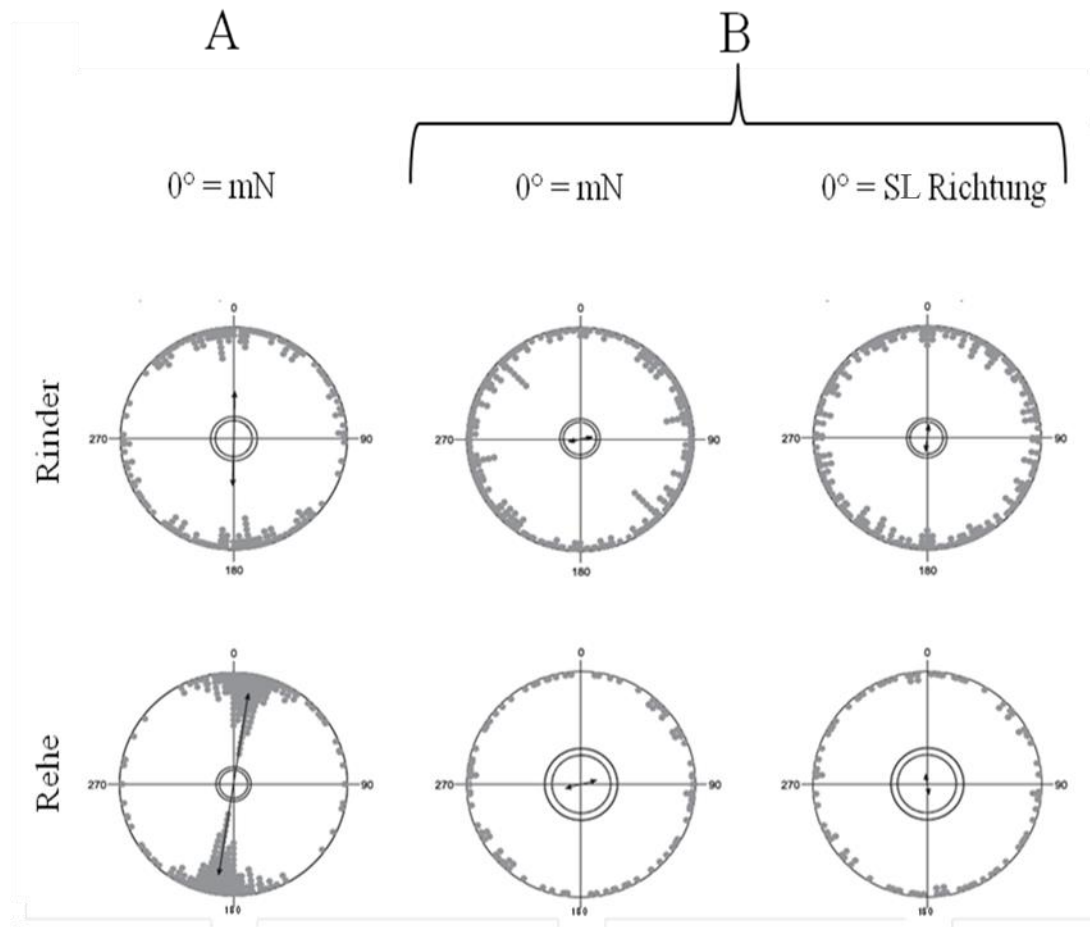


Abb. 22: Axiale Daten zeigen die Körperausrichtung von ruhenden oder grasenden Rindern (obere Reihe) und Rehen (untere Reihe) auf Weiden ohne Beeinflussung (A) und auf Weiden, die sich in unmittelbarer Nähe zu Freilandleitungen oder Strommasten befinden (B). Die Ausrichtung ist in Abhängigkeit zur geomagnetischen Nord-Süd-Achse ( $0^\circ = \text{mN}$ ) oder in Abhängigkeit zur Richtung der Stromleitung ( $0^\circ = \text{SL Richtung}$ ) dargestellt. Jedes graue Paar Datenpunkte (lokalisiert an gegenüberliegenden Seiten innerhalb des Einheitskreises) repräsentiert die Richtung des axialen Mittelvektors einer Herde. Der Doppelpfeil gibt die Länge ( $r$ ) und die Richtung des axialen Mittelvektors über alle Herden an. Der äußere innere Kreis markiert die 1% und der innere Kreis die 5% Signifikanz-Grenze des Rayleigh-Tests.

Vergleichbar ist das Ergebnis beim Rehwild. Die auf unbeeinflussten Weiden gezeigte Präferenz für eine nord-südliche Richtung ( $9,1^\circ/189,1^\circ$ ;  $r = 0,83$ ;  $p < 10^{-4}$ ;  $n = 201$  Herden), findet sich auf Weiden mit/unter Hochspannungsmasten ( $< 50 \text{ m}$ ) nicht wieder (Abb. 22). Das Rehwild weist eine randomisierte Körperverteilung auf ( $75,0^\circ/255,0^\circ$ ;  $r = 0,14$ ;  $p = 0,397$ ;  $n = 47$ ).

Zudem konnte keine Ausrichtung entlang der Hochspannungsleitungsrichtung gefunden werden, wenn man alle grasenden Rinder bis zu einer Entfernung von 150 m von den Hochspannungsleitern in Betracht zog ( $6,8^\circ/186,8^\circ$ ;  $r = 0,12$ ;  $p = 0,112$ ;  $n = 153$  Herden). Dasselbe gilt für das Rehwild, das auf Weiden mit bis zu 150 m Entfernung von den Starkstrommasten graste ( $171,9^\circ/351,9^\circ$ ;  $r = 0,09$ ;  $p = 0,674$ ;  $n = 47$  Herden). Diese

Ergebnisse implizieren, dass sich die Tiere nicht visuell an den Stromleitungen und -masten orientiert haben.

Der störende Effekt der extrem schwach-frequenten magnetischen Felder diene als weiterer Hinweis, dass das beobachtete Verhalten abhängig vom EMF sein könnte und schließt einen Effekt der Sonne vollständig aus.

Demzufolge wurden spezifischere Voraussagen, resultierend aus der Interaktion zwischen dem von Hochspannungsleitungen generierten alternierenden Magnetfeld (AMF) und dem EMF, getestet. Zunächst analysierten wir die Körperausrichtung von Rindern, die sich direkt ( $< 5$  m Entfernung von Fernleitungsdrähten) unter Hochspannungsleitungen befanden, welche in verschiedene Kompassrichtungen verliefen (Burda et al., 2009). Unter den Hochspannungsleitungen ist der Vektor des AMF horizontal und damit senkrecht zu den Konduktoren. Daher ist der Winkel zwischen alternierendem und natürlichem Magnetfeld und den sich daraus ergebenden Feldcharakteristika abhängig von der Richtung der Hochspannungsleitungen (siehe Abb. 23). Im Falle von ost-westlich verlaufenden Hochspannungsleitungen ist der Vektor des alternierenden Magnetfeldes parallel zur horizontalen Komponente der Magnetfeldlinien des EMF, was eine Beeinträchtigung der horizontalen Intensität zur Folge hat, aber nicht zu einer Beeinflussung des Azimuts des EMF führt. Intensität und Inklination des sich ergebenden Feldes schwanken zwischen zwei Werten so wie sich auch die Polarität des alternierenden Feldes ändert (mit einer Frequenz von 50 Hz), während das Azimut konstant bleibt. Bei nord-südlich verlaufenden Leitungen verhält sich der Vektor des alternierenden Feldes senkrecht zur horizontalen Komponente des EMF, sodass das Azimut beeinträchtigt wird, die horizontale Intensität jedoch eher wenig. Das Azimut des resultierenden Feldes schwankt symmetrisch um magnetisch Nord, obwohl Intensität und Inklination nahezu konstant bleiben. Für Hochspannungsleitungen, die nordwestlich-südöstlich bzw. nordöstlich-südwestlich verlaufen, steht der Vektor des AMF  $45^\circ$  bzw.  $135^\circ$  auf die horizontale Komponente des EMF, sodass sowohl die horizontale Intensität, als auch das Azimut des EMF beeinflusst werden. Intensität, Inklination und Azimut des sich ergebenden Feldes schwanken mit einer Frequenz von 50 Hz.

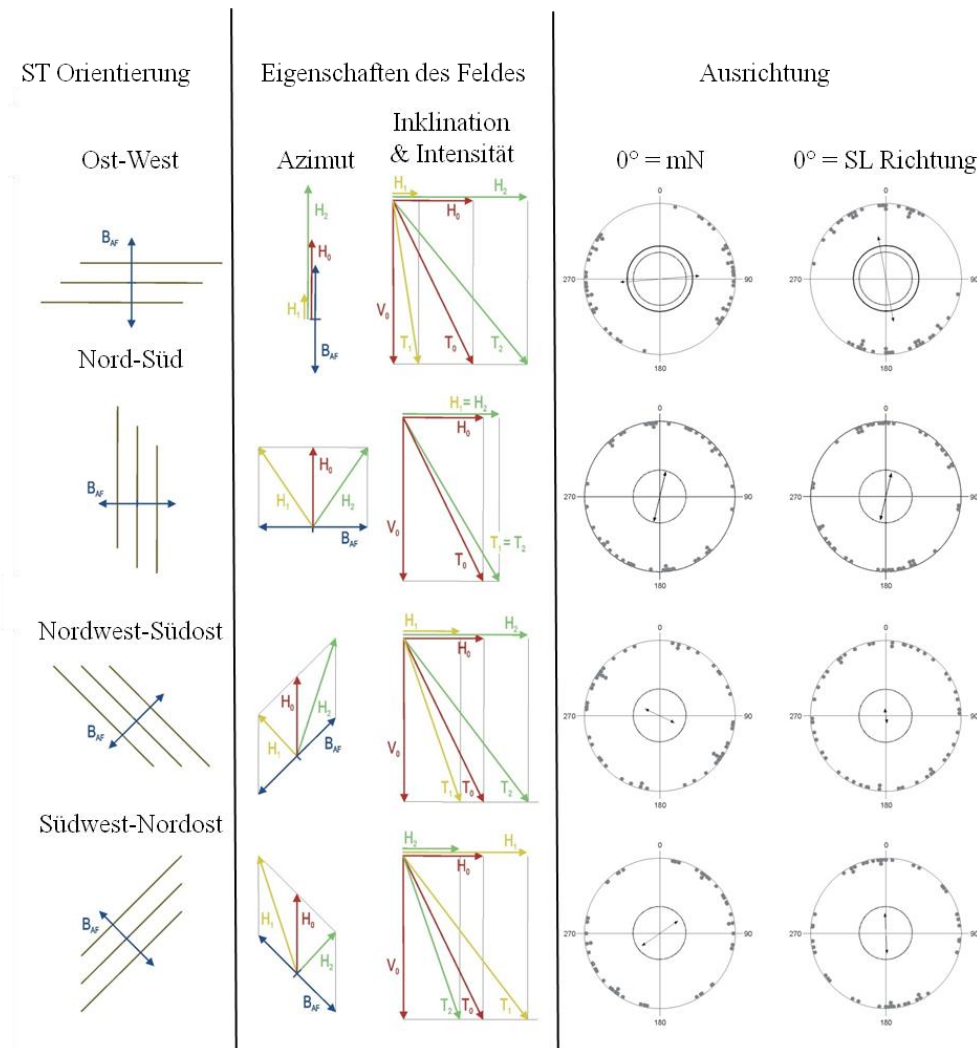


Abb. 23: Eigenschaften des Magnetfeldes und Körperausrichtung der Rinder, die sich direkt unter Hochspannungsleitungen befanden. Die Stromleitungen tendieren in den Bereichen  $70^{\circ}$ - $110^{\circ}$  (Ost-West),  $340^{\circ}$ - $20^{\circ}$  (Nord-Süd),  $115^{\circ}$ - $155^{\circ}$  (Nordwest-Südost) und  $25^{\circ}$ - $65^{\circ}$  (Südwest-Nordost). Der Vektor der Totalintensität ( $T$ ) kann in zwei Komponenten zerlegt werden: die horizontale Feldintensität ( $H$ ) und die vertikale Intensität ( $V$ ). Die Inklination ist der vertikale Winkel zwischen der Erdoberfläche ( $H$ ) und  $T$ . Das Azimut ist der horizontale Winkel (im Uhrzeigersinn gemessen) zwischen dem Vektor der Totalintensität des Erdmagnetfeldes ( $H_0$ ) und den horizontalen Intensitätsvektoren des Feldes, die aus der Aufsummierung von alternierendem Magnetfeldes (AMF) und Erdmagnetfeldes (EMF) ( $H_1$  oder  $H_2$ ) entstehen.  $B_{AF}$  kennzeichnet den Vektor des alternierenden Feldes,  $H_0$ ,  $V_0$ ,  $T_0$  bezeichnen die Vektoren des EMF und  $H_1$ ,  $H_2$ ,  $T_1$ ,  $T_2$  die Vektoren des Feldes, das aus der Summierung von AMF und EMF resultiert (das tatsächliche Feld schwankt zwischen  $H_1$  und  $H_2$ ,  $V_1$  und  $V_2$  und  $T_1$  und  $T_2$  mit einer Frequenz von 50 Hz). Die Daten der axialen Ausrichtung sind zu lesen wie in Abb. 22.

Die Verteilung der Körperorientierung unterschied sich signifikant bei Rindern, die unter verschiedenen ausgerichteten Leitungen grasten (Mardia-Watson-Wheeler-Test:  $W = 22,756$ ;  $p < 0,001$ ). Unter ost-westlich verlaufenden Stromleitungen sind die Tiere signifikant mit der Richtung der Hochspannungsleitung d. h. mit der magnetischen Ost-West-Achse ausgerichtet gewesen (Hauptachse =  $85,4^{\circ}/265,4^{\circ}$ ;  $r = 0,524$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 25$  Herden). Ihre Hauptausrichtungsachse unterschied sich signifikant von der der Kontroll-Rinder (Watson-

Williams-Test:  $F = 62,972$ ;  $p < 10^{-12}$ ) und der derjenigen Rinder, die unter nord-südlich verlaufenden Leitungsrichtungen grasten ( $F = 32,078$ ;  $p < 10^{-6}$ ). Unter nord-südlich verlaufenden Stromleitungen schienen sich die Rinder entlang einer Nord-Süd-Achse ausgerichtet zu haben; diese Ausrichtung ist jedoch nur geringfügig signifikant (Hauptachse =  $13,1^\circ/193,1^\circ$ ;  $r = 0,338$ ;  $p = 0,056$ ;  $n = 25$  Herden) und die Hauptausrichtungssachse war nicht anders als die der Kontroll-Rinder ( $F = 1,446$ ;  $p = 0,231$ ). Interessanterweise waren die Körperachsen annähernd symmetrisch um die Nord-Süd-Achse verteilt. Unter nordwest-südöstlich und nordost-südwestlich verlaufenden Hochspannungsleitungen war die Ausrichtung der Kühe nicht von einer zufälligen Verteilung zu unterscheiden, jedoch mit einem kleinen Trend Richtung bimodaler Verteilung. Es kann festgehalten werden, dass Tiere ihre Körperausrichtung um annähernd  $90^\circ$  drehen, wenn sie Feldern ausgesetzt sind, die durch maximale Schwankungen der horizontalen Intensität und der Inklination charakterisiert sind, während bei Tieren, die Schwankungen des Azimut ausgesetzt sind, die Streuung innerhalb ihrer Verteilung wächst. Tiere, die Schwankungen aller Parameter ausgesetzt sind, sind desorientiert.

Um sicher zu gehen, dass die beobachteten Verhaltensänderungen auf einen direkten Effekt des oszillierenden Feldes zurückzuführen sind und nicht unspezifischer Effekte unterliegen, die der Nutzung nichtmagnetischer Orientierungshinweise zuzurechnen sind, analysierten wir die Orientierung individueller Rinder im Hinblick auf die Distanz der Tiere zu den Hochspannungsleitungen (siehe Abb. 24).

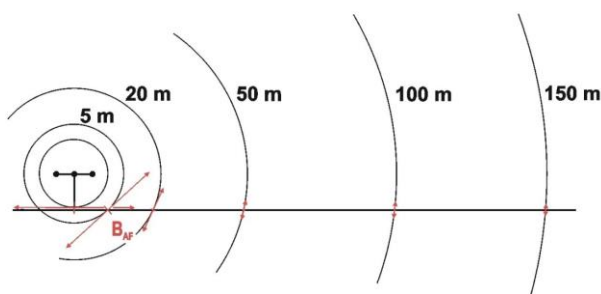


Abb. 24: Abnahme der Intensität des AMF mit Distanz zu den Leitern (Burda et al., 2009).

Der Effekt der ELF-MF sollte mit steigender Entfernung zu den Leitern schwächer werden (siehe Abb. 24). Ab einer bestimmten Entfernung sollten die Tiere so ausgerichtet sein wie auf Weiden ohne Einfluss von Strommasten oder -leitungen. Bezieht man sich auf die Ausrichtungsmuster, die direkt unter den Hochspannungsleitungen beobachtet wurden,

unterscheiden sich die Vermutungen bei nord-südlich oder ost-westlich verlaufenden Hochspannungsleitungen erneut. Mit zunehmender Entfernung zu den ost-westlich verlaufenden Hochspannungsleitungen (Abb. 25, A) sollten die Rinder ihre Ausrichtung schrittweise in Richtung der Nord-Süd-Achse ändern. Mit zunehmender Entfernung zu nord-südlich verlaufenden Leitungen (Abb. 25, B) sollte sich die Streuung innerhalb der Ausrichtung verringern. Im Falle einer visuellen Orientierung an den Hochspannungsleitungen würde die Streuung vermutlich mit steigender Distanz zu den Leitungen deutlich zunehmen.

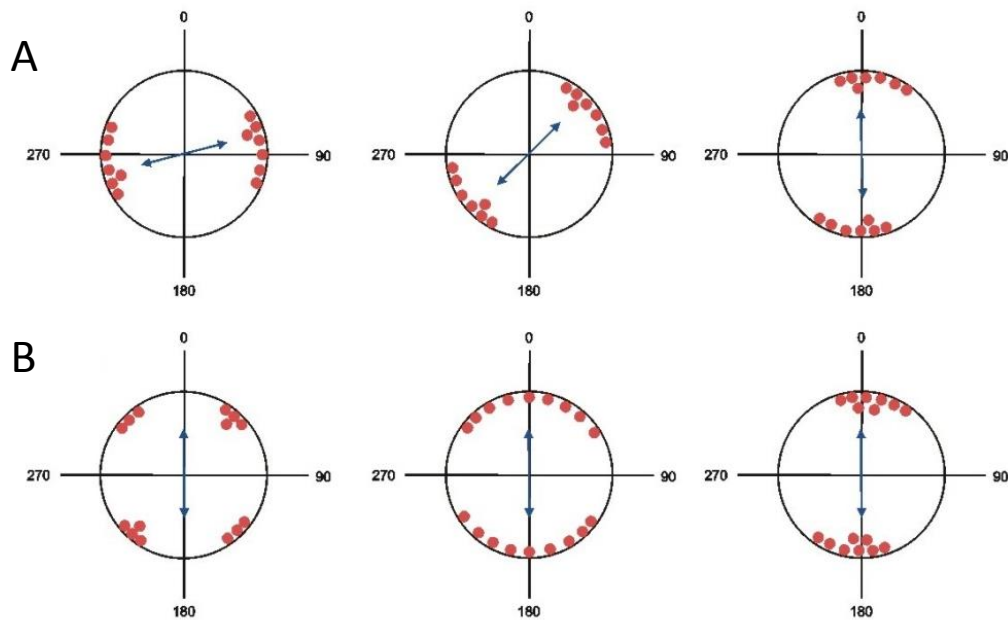


Abb. 25: Erwartete Ausrichtung der Tiere bei ost-westlich (A) und nord-südlich (B) verlaufenden Hochspannungsleitungen. Jedes rote Paar von Datenpunkten (lokalisiert an gegenüberliegenden Seiten des Einheitskreises) repräsentiert die Körperausrichtung einer einzelnen Kuh. Die Doppelpfeile geben die Länge ( $r$ ) und die Richtung des axialen Mittelvektors an.

Die Muster der Ausrichtung, die an verschiedenen Entfernungen beobachtet wurden, stehen in Kongruenz zu den Prognosen bzgl. magnetischer Ausrichtung (siehe Abb. 26). Die Tiere drehten ihre Körperachse allmählich von Ost-West nach Nord-Süd mit zunehmender Entfernung zu den ost-westlich verlaufenden Leitungen. Je weiter die Tiere von nord-südlichen Leitungen entfernt standen, desto weniger groß war die Streuung innerhalb ihrer Verteilung – bei einer Distanz von 100-150 m zu ost-westlich verlaufenden Stromleitungen und 50-100 m zu nord-südlich verlaufenden Leitungen waren die Rinder fast entlang der magnetischen Nord-Süd-Achse ausgerichtet (vergleichbar mit den Kontroll-Gruppen).

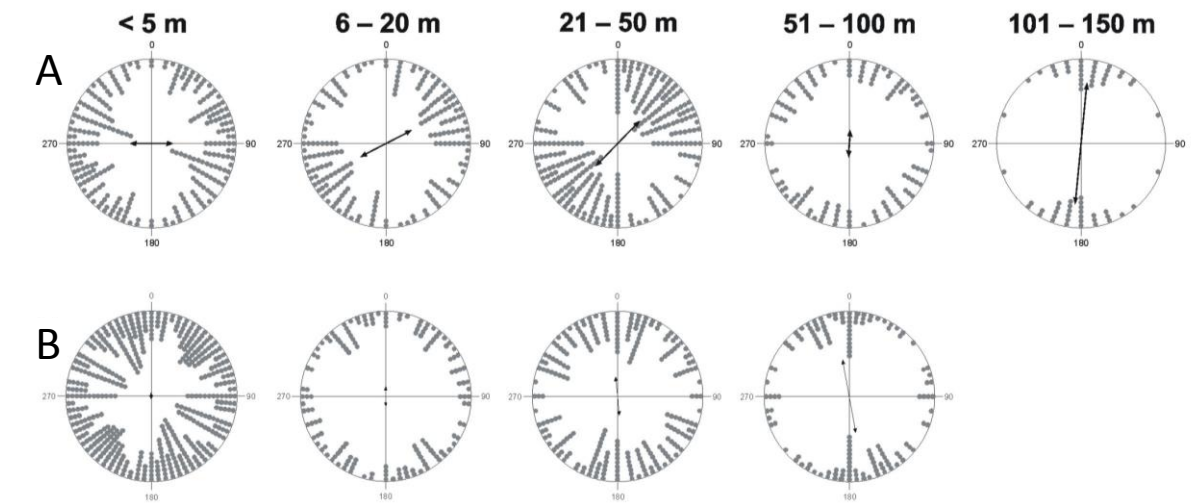


Abb. 26: Beobachtete Ausrichtung der Tiere bei ost-westlich (A) und nord-südlich (B) verlaufenden Hochspannungsleitungen. Jedes graue Paar von Datenpunkten (lokalisiert an gegenüberliegenden Seiten des Einheitskreises) repräsentiert die Körperausrichtung einer einzelnen Kuh. Die Doppelpfeile geben die Länge ( $r$ ) und die Richtung des axialen Mittelvektors an.

Abschließend verglichen wir die Körperausrichtung der Tiere, die 6-100 m südlich und nördlich von ost-westlich verlaufenden Hochspannungsleitungen grasten (siehe Abb. 27 und Abb. 28). Südlich bzw. nördlich von ost-westlich verlaufenden Freilandleitungen ist der Vektor des AMF parallel bzw. antiparallel zum Vektor des EMF (siehe Abb. 27), woraus sich unterschiedliche Charakteristika des Feldes an den gegenüberliegenden Seiten der Leitungen ergeben.

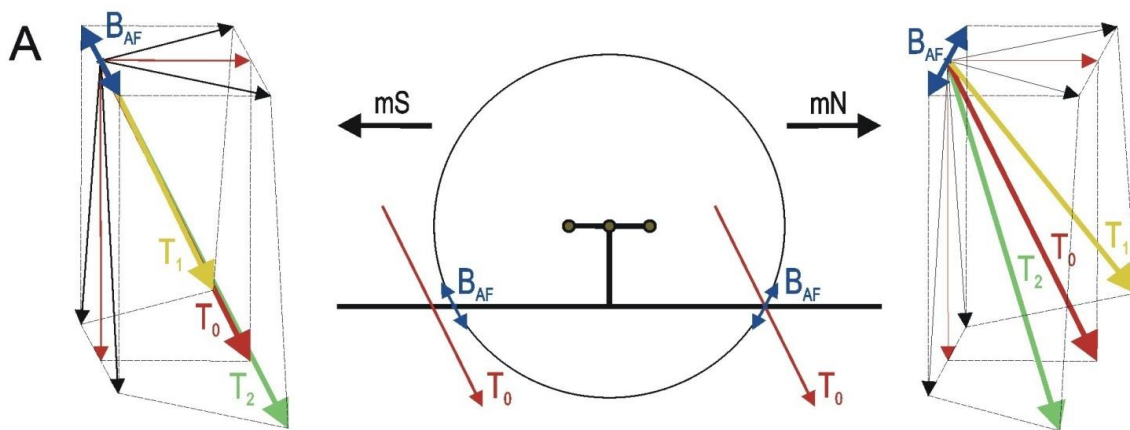


Abb. 27: Charakteristika des magnetischen Feldes nördlich und südlich von ost-westlich verlaufenden Freilandleitungen.  $H_0$ ,  $V_0$ ,  $T_0$  stellen die Vektoren des Erdmagnetfeldes dar;  $H_1$ ,  $H_2$ ,  $T_1$ ,  $T_2$  stellen die Vektoren des sich aus EMF und AMF ergebenden Feldes dar;  $B_{AF}$  entspricht dem Vektor des AMF.

Bei gleicher Entfernung von den Hochspannungsleitungen sind die horizontale und die vertikale Intensität des EMF gleichermaßen durch das AMF beeinflusst. Die Addition der Vektoren resultiert in einer starken Schwingung der Inklination und einer schwächeren Schwankung der Totalintensität auf der nördlichen Seite der ost-westlich verlaufenden Leiter, während sich auf der südlichen Seite eine starke Oszillation der Intensität und eine schwache Schwankung der Inklination ergibt. Das Azimut bleibt jedoch auf beiden Seiten der Leitung konstant. Der Unterschied in der Amplitude der Intensitätsschwankung wird in der untersuchten Stichprobe besonders hervorgehoben, da die Distanz, in der sich die einzelnen Kühe nördlich oder südlich der Freilandleitungen überwiegend befanden, geringfügig asymmetrisch war ( $27,9 \pm 1,6$  m SEM bzw.  $32,8 \pm$  m SEM).

Diese komplexe Situation ermöglichte es uns, den magnetischen Hinweis zu identifizieren, der hauptsächlich maßgebend für die Ausrichtung der Tiere ist. Da das Azimut des resultierenden Feldes auf beiden Seiten der Leitungen konstant bleibt, sollte ein Tier, das einen Polaritätskompass nutzt, sich gleichermaßen nördlich oder südlich der ost-westlich verlaufenden Freilandleitungen ausrichten. Ein Tier, das hingegen auf den Inklinationskompass vertraut, sollte sich besser an der südlichen Seite dieser Leiter ausrichten. Sollte hingegen ein bislang unbekannter Mechanismus, der auf der Intensität des resultierenden Feldes beruht, der Ausrichtung unterliegen, sollten sich die Tiere auf der nördlichen Seite "besser orientieren" können. Sowohl die Verteilung der Körperorientierung als auch die mittlere Achsenausrichtung unterscheiden sich signifikant zwischen grasenden Rindern auf der südlichen und denen auf der nördlichen Seite (Verteilung:  $W = 6,088$ ;  $p = 0,048$ ; Achsenausrichtung:  $F = 7,068$ ;  $p = 0,01$ . Siehe Abb. 28). Auf der südlichen Seite erfahren die Tiere eine größere Streuung der Körperorientierung und eine größere Abweichung von der Nord-Süd-Achse (Hauptachse =  $65,1^\circ/245,1^\circ$ ;  $r = 0,311$ ;  $p = 0,04$ ;  $n = 33$  Herden) als Rinder auf der nördlichen Seite der ost-westlich verlaufenden Leitungen (Hauptachse =  $35,4^\circ/215,4^\circ$ ;  $r = 0,539$ ;  $p < 0,0001$ ;  $n = 25$  Herden). Rinder sind demnach auf der nördlichen Seite dieser Hochspannungsleitungen besser orientiert.



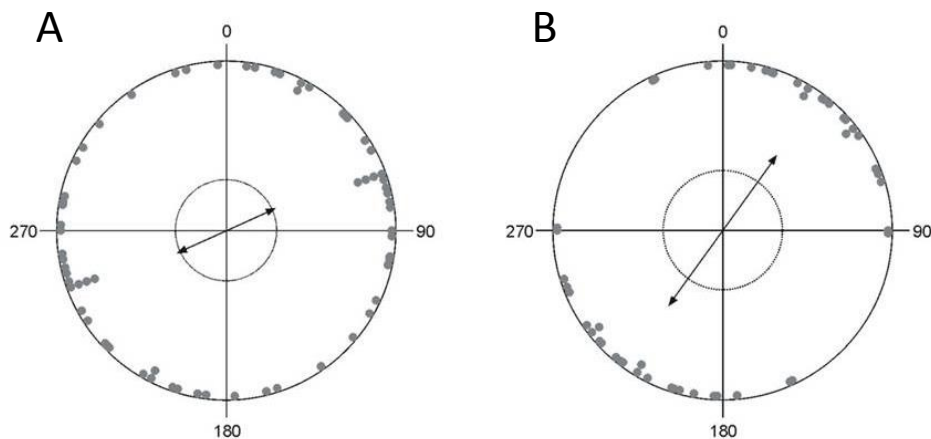


Abb. 28: Ausrichtung der grasenden Rinder südlich (A) und nördlich (B) von ost-westlich verlaufenden Hochspannungsleitungen. Die Daten der Ausrichtung stehen in Abhängigkeit zu magnetisch Nord und wurden bereits in Abb. 22 erläutert.

Da der Inklinationskompass der Vögel nur innerhalb eines gewissen engen Bereiches der magnetischen Intensität richtig arbeitet ( $EMF \pm \text{ca. } 25\%$ , Wiltschko, 1978), untersuchten wir einen möglichen indirekten Effekt der Schwankung der Totalintensität auf den Inklinationskompass. Wir führten die gleiche Analyse durch, untersuchten dieses Mal aber nur Rinder, die in mehr als 20 m Entfernung zu den Hochspannungsleitungen standen. Bei einer Distanz von mehr als 20 m zu den äußeren Leitern bleibt die Intensität innerhalb des funktionalen Fensters des Inklinationskompasses ( $EMF \pm 12\%$ ). Nichtsdestotrotz sind auch dieses Mal die Tiere auf der nördlichen Seite besser orientiert (Hauptachse =  $31,7^\circ/211,7^\circ$ ;  $r = 0,05$ ;  $p = 0,002$ ;  $n = 24$  Herden) als Tiere auf der südlichen Seite der Leitungen (Hauptachse =  $54,9^\circ/234,9^\circ$ ;  $r = 0,305$ ;  $p = 0,096$ ;  $n = 25$  Herden). Der mittlere Abstand der einzelnen Tiere nördlich und südlich der Leitungen war sehr ähnlich ( $38,4 \pm 1,95$  m SEM bzw.  $39,0^\circ \pm 1,5$  m SEM). Diese Tatsache zeigt, dass die Schwankung der Intensität den Magnetsinn der Tiere sogar dann beeinträchtigt, wenn die Amplitude der Oszillation nicht das funktionelle Fenster überschreitet, innerhalb dessen die Magnetkompassorientierung funktioniert. Diese Ergebnisse sprechen nicht unbedingt für einen Polaritätskompass, gehen aber definitiv nicht mit einem Inklinationskompass einher und zeigen, dass das untersuchte Verhalten auf einem Intensitäts-abhängigen Mechanismus basiert.

#### 8.2.4 Diskussion

Über den physiologischen Mechanismus der magnetischen Ausrichtung der Wiederkäuer kann an dieser Stelle nur spekuliert werden. Von den zahlreichen Mechanismen, die für eine direkte Interaktion des elektromagnetischen Feldes mit dem Körper von Mensch oder Tier vorgeschlagen wurden, kommen bei niedrig-frequenten Feldern nur drei wahrscheinliche Mechanismen in Frage: magnetisch sensitive Radikalpaar-Reaktionen (Ritz et al., 2000), Ion-Zyklotron-Resonanz (Liboff & Jenrow, 2000) und Mechanismen, die auf biogenem Magnetit (Kirschvink & Gould, 1981; Shcherbakov & Winklhofer, 1999; Davila et al., 2005; Fleissner et al., 2007) basieren. Theoretisch betrachtet kann jeder dieser drei Mechanismen (separat oder in Kombination) verantwortlich für die magnetische Ausrichtung sein. Die Radikalpaar-Hypothese beispielsweise beinhaltet einen engen Kontakt des Magnetsinnes mit dem visuellen Sinn. Gemäß dieser Hypothese werden magnetische Felder als visuelle Muster wahrgenommen, welche abhängig von der Richtung und der Intensität des magnetischen Feldes sind (Ritz et al., 2000). Demnach ist es vorstellbar, dass die Schwankungen in Intensität und Richtung, die sich aus der Interaktion von EMF und AMF ergeben, die magnetisch modulierten visuellen Muster trüben und als Konsequenz die Magnetkompassorientierung beeinträchtigen oder zerstören. Das umgebende AMF könnte gleichermaßen auf die resonanten Interaktionen zwischen EMF und alternierenden elektrischen Feldern, die im Nervensystem vorkommen, wirken. Letztendlich können mögliche, auf Magnetit basierende Rezeptoren sowohl vom statischen Magnetfeld als auch vom AMF beeinträchtigt werden. Kirschvink (1992) und Kirschvink et al. (1992) entwickelten ein simples, biologisch plausibles biophysisches Modell der Interaktion der SD-Magnetosome in einer viskosen Flüssigkeit (Zytoplasma) mit mechanisch aktivierten transmembranen Ionenkanälen. Das Modell zeigt, dass Bewegungen der Magnetosome, induziert durch ELFMF im Bereich von 0,1-1  $\mu\text{T}$  beträchtlich genug sein können, um mechanisch sensitive transmembrane Ionenkanäle zu öffnen, welche wiederum die Fähigkeit besitzen, eine breite Palette an zellulären Prozessen zu beeinflussen. Abhängig davon, wo ein solcher Kanal lokalisiert ist und davon, ob er mit sekundären Botensystemen gekoppelt ist, kann ein solcher Prozess Zellmembranen, die DNA-Synthese, die RNA-Transkription, die Kalzium-Freisetzung und beinahe jeden über Ionen vermittelten zellulären Prozess beeinflussen. Obwohl die Anwendbarkeit dieses Modells für ELFMFs, die  $< 5 \mu\text{T}$  und damit schwächer als das beachtliche elektrische Rauschen in einem Körper sind und verdeckt werden, in Frage gestellt wird (Adair, 1993; Adair, 1994; Polk, 1994), ist es offensichtlich,

dass das Modell in jedem Fall relevant für die Bereiche ist, die direkt unter oder in unmittelbarer Nähe zu den Hochspannungsleitungen lokalisiert sind.

Mechanismen der Magnetorezeption in Säugetieren sind bislang weniger untersucht worden als die Mechanismen anderer Wirbeltiere (Wiltschko & Wiltschko, 1995, 2005, 2006; Johnsen & Lohmann, 2005; Némec et al., 2005; Begall et al., 2013), nichtsdestotrotz konnte die magnetische Orientierung vor allem bei Nagetieren (Mather & Baker, 1981; Burda et al., 1990; Kimchi & Terkel, 2001; Deutschlander et al., 2003; Muheim et al., 2006b) und Fledermäusen (Holland et al., 2008, 2010b; Wang et al., 2007) unumstritten bewiesen werden. Auch wenn die Sensitivität gegenüber dem EMF unter den Säugetieren noch weiter verbreitet zu sein scheint als bislang vermutet, bleibt nach wie vor unklar, welche dieser Eigenschaften auf andere Säugetiere übertragen werden können.

Die Untersuchungen, die in dieser Arbeit durchgeführt wurden, sind nicht beweiskräftig im Hinblick auf die funktionellen Eigenschaften einer magnetischen Ausrichtung in Wiederkäuern. Theoretisch könnte diesem Verhalten ein unbekannter Intensitäts-abhängiger Mechanismus oder ein Intensitäts-abhängiger Polaritätskompass zugrunde liegen. Die einzig sichere Schlussfolgerung, die an dieser Stelle gemacht werden kann, ist, dass in keinem Fall ein Inklinationskompass verantwortlich für die beobachtete und untersuchte Ausrichtung sein kann.

Was auch immer der zugrunde liegende Mechanismus ist, unsere Ergebnisse lieferten einen weiteren Beweis dafür, dass die beschriebene spontane, gerichtete Präferenz bei ruhenden und grasenden Rindern und Rehen einen Fall von magnetischer Ausrichtung darstellt (Burda et al., 2009). Die Tatsache, dass unter oder in der Nähe von Freilandleitungen grasende Rinder nicht einheitlich ausgerichtet sind, sondern ein Ausrichtungsmuster zeigen, das in verschiedene magnetische Richtungen tendiert, schließt die Rolle eines Sonnenkompass als Grundlage des Ausrichtungs-Verhalten bei Wiederkäuern gänzlich aus. Würden Rinder und Rehe in erster Linie einen Sonnenkompass nutzen (d. h. gerichtete Informationen vom Azimut der Sonne und einer inneren Uhr erhalten (Schmidt-Koenig, 1990)) sollte kein Effekt der Freilandleitungen auf das Verhalten ersichtlich sein. Des Weiteren zeigt die signifikante Ausrichtung in Lokalitäten ohne stromdurchflossene Leiter (Begall et al., 2008) und die Tatsache, dass der störende Effekt der ELFMs mit zunehmender Distanz zu den Leitern geringer wird, dass andere Faktoren, die die Ausrichtung möglicherweise beeinflussen könnten, wie etwa Sonnenschein, Windrichtungen,

Beschaffenheit des Terrains, Herdeninstinkt oder gerichtetes Pflanzenwachstum, nur eine nebeneordnete Rolle spielen.

Ein Problem der Untersuchung der Ausrichtung am EMF besteht in der Flut von anderen Orientierungsfaktoren wie beispielsweise Wind oder Sonne, die den Tieren im Freiland zur Verfügung stehen und einen Magnetsinn möglicherweise unterdrücken, überlagern oder schwer erkennbar machen. Auch die beschränkten sensorischen Erfahrungen des Menschen machen das Erkennen der Ausrichtung am EMF schwierig. Da der Mensch selbst nicht in der Lage ist die Feldlinien zu sehen, scheint eine Orientierung der Tiere aufgrund von anderen, für den Menschen sichtbaren Faktoren plausibler (Begall et al., 2013). Des Weiteren waren Untersuchungen bislang oft nur mit kleinen Tieren möglich, die man experimentell manipulieren konnte. Bis dato fehlten Untersuchungen an größeren Säugern unter reproduzierbaren, kontrollierten Laborbedingungen mit einer ausreichenden Stichprobengröße. Labortests bieten den entscheidenden Vorteil, dass sichergestellt werden kann, dass die Durchführung in Abwesenheit anderer Orientierungshinweise stattfindet, die den Tieren wohlmöglich in freier Natur zur Verfügung stehen würden. Bei der Studie zur Untersuchung der Magnetorientierung von Großsäugern können jedoch ebenfalls andere externe Orientierungshinweise als das EMF ausgeschlossen werden. Bei der Beobachtung des grasenden und ruhenden Reh- und Rotwildes wurde von den Beobachtern jede klimatische Bedingung genauestens notiert, sodass bei der Auswertung der Ausrichtung eine Korrelation mit z. B. der Sonne durchgeführt und ausgeschlossen werden konnte. Auch Google Earth liefert bei den Satelliten- und Luftbildaufnahmen hinreichend Informationen (z. B. Schattenwurf, Angabe von Höhenmetern), um die Ausrichtung allein auf die magnetischen Parameter zurückführen zu können. Da die magnetische Ausrichtung empfindlich gegenüber allen Arten von Stimuli ist, die die Körperorientierung beeinflussen könnten und z. B. auch durch einen menschlichen Attraktor beeinflusst werden könnte, stellt die Observation aus der Ferne einen notwendigen Faktor und darüber hinaus einen entscheidenden Vorteil dar (Begall et al., 2013).

Die Frage nach einem adaptiven Nutzen der beobachteten und nachgewiesenen Ausrichtung der Rinder, des Reh- und Rotwildes am EMF kann leider vorerst nicht beantwortet werden, auch wenn verschiedene positive Aspekte spekuliert werden können. Die Verhaltensweise könnte ein Hinweis auf ein Relikt bzw. Rudiment der Ungulaten-Evolution sein, da die Ahnen der untersuchten Großsäuger noch über weite Strecken migrierten und dafür den Magnetkompass nutzen. In Widerspruch dazu steht jedoch die Tatsache, dass die

nord-südliche Ausrichtung am EMF bei ruhenden Tieren ausgeprägter ist, als bei grasenden, sprich wandernden Tieren. Obwohl Studien aus den USA und Kanada bislang keine signifikante Korrelation aufzeigen konnten (Forschungsstelle für Elektropathologie, 2011) ist es denkbar, dass die Ausrichtung am Magnetfeld der Erde physiologische Reaktionen und Prozesse der Tiere beeinflusst. Ein positiver Aspekt könnte beispielsweise in einem gesteigerten Wohlbefinden der Tiere und daraus resultierend in einer erhöhten Milchproduktion liegen. Im Šumava Nationalpark war es bis vor etwa 60 Jahren üblich, dass Bauern sich vor dem Errichten neuer Stallungen an den „Wünschen“ einer Kuh orientiert haben; sie führten ein Tier auf das zukünftige Gelände und warteten, bis dieses sich zur Ruhe legte. Der neue Stall wurde dann so ausgerichtet, wie die Kuh lag; dabei war der Futtertrog dann oft auf der nördlichen Seite der Stallungen angebracht. Wir vermuten, dass die Rinder sich auch heutzutage in ihren Ställen nord-südlich ausrichten würden, wenn sie könnten. Oftmals stehen die Tiere aber so dicht beieinander, dass sie schlichtweg keinen Raum zur Verfügung haben, um sich entlang ihrer präferierten Richtung auszurichten. Darüber hinaus stören viele Konstruktionen (z. B. elektrische Installationen, Melkmaschinen, Wasserleitungen) das natürliche Magnetfeld und somit auch die Orientierung der Tiere. Möglicherweise haben sich die Tiere in geschlossenen Unterkünften aber aufgrund jahrelanger Haltung der gegebenen Architektur angepasst; eine ehemals bestehende Richtungspräferenz, die auf magnetischen Parametern beruhte, könnte einer Ausrichtung gewichen sein, die nun auf für die Tiere interessanteren und wichtigeren Attributen basiert (z. B. eine Tür, durch die der Bauer/das Futter kommt).

Möglicherweise hilft die Ausrichtung der Körperlängsachse an den magnetischen Feldlinien dabei, die Bewegungsrichtung einzelner Tiere innerhalb der Herde zu synchronisieren, was zu effektiverem Grasens (Kurs des Grasens wird beibehalten) oder einer koordinierten und damit schnelleren Flucht (Anti-Prädatoren-Strategie) führen könnte. Die magnetische Ausrichtung kann darüber hinaus eine Erscheinungsform der magnetischen Kompassorientierung oder der Navigation sein; ein grundlegendes Werkzeug also für die mentale Abbildung der Umgebung und des Erlernens neuer Landmarken (Phillips et al., 2010). Nichtsdestotrotz soll erwähnt werden, dass Rinder und Wild die magnetische Ausrichtung auch dann zeigen, wenn sie ruhen (Begall et al., 2008), sodass die Rolle des gerichteten Verhaltens vielfältig ist und sogar die Regulation vegetativer Funktionen einschließt. Es bedarf also einer weiteren theoretischen und experimentellen Prüfung des störenden Effekts der ELFMF auf die Körperausrichtung.

Die Bekanntmachung, dass die nord-südliche Richtungspräferenz von Wiederkäuern auf der Fähigkeit beruht, Parameter des magnetischen Feldes wahrzunehmen, hat weltweit die Aufmerksamkeit der Presse erregt, was gleichermaßen überzeugte (wenn auch teilweise überraschte) Gratulanten wie Zweifler hervorrief. Zu jenen, die das Phänomen argwöhnisch betrachteten, gehörten auch Hert et al. (2011), die ihrerseits eine Studie durchführten und keine Ausrichtung entlang der magnetischen Nord-Süd-Achse erkennen konnten. Eine Überprüfung (Begall et al., 2011) dieser Ergebnisse zeigte, dass 50% der von Hert et al. ausgewerteten Aufnahmen von so schlechter Qualität waren, dass sie das genaue Erkennen der Körperlängsachse der Tiere und somit eine Auswertung nicht zuließen (vgl. überprüfte Liste der von Hert et al. (2011) untersuchten Weiden (Koordinaten) im Anhang). Des Weiteren untersuchten Hert et al. lediglich 40 % der auf den Weiden vorhandenen und erkennbaren Tiere. Für diese Auswahl wurde ein anderer statistischer Test benutzt, als die von Begall et al. verwendete Kreisstatistik Oriana 2.0. Die Überprüfung dieser Ergebnisse zeigte, dass von den von Hert et al. ursprünglich angegebenen 232 Weiden (es waren aber nur 214 Koordinaten) nur 122 Lokalitäten den Kriterien unserer Auswertung entsprachen. Andere Weiden wurden doppelt genutzt, waren zu nah an menschlichen Bauten oder Strommasten gelegen. Oft wurde eine Hangexposition der Weiden nicht berücksichtigt und es wurden Tiere ausgewertet, die sich auf Trampelpfaden, an Futterstellen oder Tränken befanden. Die oftmals schlechte Qualität der Bilder führte dazu, dass Heuballen, Steine oder Schafe als Rinder missinterpretiert wurden. Einige von Hert et al. für Weiden angegebene Koordinaten enthielten gar keine Tiere oder waren nicht einmal eine Weide. Eine vermeintliche Weide fiel sogar buchstäblich ins Wasser. Der von Hert et al. abgelehnte und gänzlich ausgeschlossene Leitkuh-Effekt spielt unserer Ansicht bei der Ausrichtung eine große Rolle und muss berücksichtigt werden. Kühe sind soziale Tiere und können nicht unabhängig voneinander betrachtet werden. Für die Tiere ist es wichtig, die Richtung ihrer Bewegung zu synchronisieren, um effektives Grasens und/oder eine koordinierte Flucht zu sichern, um Kollisionen zu vermeiden und miteinander in Kontakt zu bleiben. Darüber hinaus konnte festgestellt werden, dass die magnetische Ausrichtung bei ruhenden Kühen wesentlich deutlicher ausgeprägt ist, als bei stehenden/grasenden Kühen, was unterstreicht, dass die magnetische Ausrichtung vor allem bei entspannten Tieren zu finden ist, wenn andere Faktoren der Beeinflussung ausgeschlossen werden können. Das Kopieren der Koordinaten der (nutzbaren) Hert-Daten mit 4144 Tieren in Oriana zeigte eine signifikante Ausrichtung in nördliche/nord-südliche Richtung, was die Ergebnisse der ersten Studie von Begall et al.

unterstützt statt wiederlegt. Eine anguläre Auswertung von 887 Tieren ( $n = 53$  Herden) zeigte sogar eine Ausrichtung des Kopfes in nördlicher oder südlicher Richtung. Auch die postulierte Gap-Hypothese unterstützt das Phänomen der Ausrichtung. Es handelt sich lediglich um eine alternative Beschreibung desselben Phänomens, da Lücken im Westen und Osten doch für eine Anhäufung im Norden und Süden sprechen. Fazit: Es liegt eine Präferenz der Tiere für Norden bzw. Süden vor!

Auch in zahlreichen Internetforen erregten unsere Artikel (Begall et al., 2008; Burda et al., 2009) Aufmerksamkeit und wurden von Wissenschaftlern, die sich eingehend mit der Magnetperzeption beschäftigen, heiß diskutiert. An dieser Stelle möchte ich auf verschiedene Aspekte einer Debatte eingehen, die ihren Anfang im Forum der Gesellschaft „Royal Institute of Navigation“ hatte, und Stellung beziehen.

Der Einwand, dass es sich bei der nord-südlichen Präferenz um eine passive Ausrichtung (vgl. magnetotaktische Bakterien, Kapitel 5.1.1) aufgrund von Magneten im Magen der Tiere handelt, kann ausgeschlossen werden. Auch wenn in den USA häufig Magneten (ca. 1 cm x 8 cm) an Kälber verfüttert werden, die mögliches Fremdeisen, das die Rinder während des Grasens zu sich nehmen, anziehen und auf diese Weise eine Entzündung verhindern sollen, die in geringerer Milchproduktion oder geringerer Gewichtszunahme resultieren würde, ist uns nicht bekannt, dass diese Methode auch in anderen Ländern geschweige denn bei dem von uns untersuchten Reh- und Rotwild praktiziert wird; darüber hinaus vermuten wir den Sitz der Magnetorezeptoren nicht im Magen der Tiere.

Das Argument, dass unsere Analyse nicht die Eigenschaften der einzelnen Konstruktionstypen verschiedener Strommasten berücksichtigte, ist jedoch nicht so einfach von der Hand zu weisen. Das magnetische Feld, das von Hochspannungs-Freileitungen erzeugt wird, ist abhängig von vielen verschiedenen Faktoren. So spielt z. B. die Anzahl der elektrischen Stromkreise, die eine Leitung trägt (normalerweise drei bei Einzelstromsystemen und sechs bei Doppelstromkreisen), eine große Rolle, ebenso wie ihre Anbringung im Raum einschließlich ihres Abstandes zueinander und ihrer relativen Phasenlage. Sind die (üblicherweise drei) Phasen eines Stromkreises zu beiden Seiten des Mastes aufeinander abgestimmt (z. B. a-b-c und a-b-c) produzieren sie magnetische Felder, die sich gegenseitig verstärken. Sind die Phasen jedoch gegenläufig (z. B. a-b-c und c-b-a), verlaufen auch die magnetischen Felder in gegensätzlicher Richtung und heben sich gegenseitig auf.

Es war uns bewusst, dass die Geometrie der Stromleitungen bzw. -masten Auswirkungen auf das resultierende Magnetfeld hat und somit auch das Verhalten der Tiere

beeinflussen kann. Da es jedoch leider nicht immer möglich war, die unterschiedlichen Konstruktionen auf den von Google Earth bereitgestellten Satelliten- und Luftbildaufnahmen zu erkennen, haben wir uns entschieden, die unterschiedlichen Bautypen bei dieser Analyse nicht zu berücksichtigen. Auch wenn die schematischen Darstellungen der Strommasten eine horizontale Anordnung der Stromkreise zeigen (vgl. Abb. 24 und Abb. 27), die unter den ost-westlich verlaufenden Stromleitungen, sowie nördlich und südlich davon, in einem vertikalen Feld resultieren würde, so handelte es sich bei der (zu erkennenden Mehrheit) der von uns analysierten Hochspannungsmasten um vertikale oder dreieckige Konstruktionen mit jeweils 2x3 Leitungsbündeln, bei denen die Annahme eines umlaufenden Feldes eine gute Approximation ist. Darüber hinaus, würden die Feldlinien in Bodennähe wirklich vertikal verlaufen, würden nördlich und südlich dieser Leitungen annähernd gleiche Bedingungen vorliegen, die erst recht nicht das unterschiedliche *alignment*-Verhalten der Rinder erklären würden. Nichtsdestotrotz wäre eine detaillierte Untersuchung, die die unterschiedlichen Konstruktionstypen berücksichtigen würde, sicherlich aufschlussreich.

Eine erneute Analyse von Rindern auf Weiden ( $n = 50$ ) unter bzw. in der Nähe von ost-westlich verlaufenden Freilandleitungen zeigte, dass die alternierenden Magnetfelder zu einer Vermeidung der nord-südlichen Richtung und daher zu einer ost-westlichen Orientierung der Tiere parallel zu den Hochspannungsleitungen führen (Begall et al., 2014).

Jüngste Untersuchungen konnten unsere Ergebnisse bestätigen und lieferten einen weiteren unabhängigen Beweis für die magnetische Ausrichtung in nord-südlicher Richtung (Slaby et al., 2013). Die präferierte Richtung scheint jedoch auch abhängig von der Größe und Dichte der Herde zu sein: je größer die Herde und je wahrscheinlicher demzufolge die Kommunikation innerhalb der Herde ist, desto seltener tritt die Ausrichtung entlang der N-S-Achse auf (Slaby et al., 2013). Können die Tiere jedoch individuell auf das Magnetfeld reagieren, tritt das gerichtete Verhalten häufiger auf. „Consequently, alignment could be understood as a manifestation of individual and solitary behavior in situations with limited social interactions with other animals.“ (Slaby et al., 2013).



## 9 Zusammenfassung und Ausblick

Für Tiere ist es oft unerlässlich ihr Territorium zumindest zeitweise zu verlassen, um z. B. geeignete Futterquellen oder Sexualpartner zu finden. Die Fähigkeit zur Orientierung stellt dabei eine Notwendigkeit dar, da doch anschließend wieder der Heimweg bestritten werden muss. Für eine erfolgreiche Orientierung ist es daher genauso wichtig die Richtung zu bestimmen, in der sich das Ziel befindet, als auch die aktuelle Position. Die Orientierungshinweise, die dabei zu Hilfe gezogen werden, sind vielfältig. Es ist schon lange kein Geheimnis mehr, dass das relativ konstante Erdmagnetfeld, welches durch seine Parameter Polarität, Inklination und Intensität Informationen über die Richtung bereithält, von sensiblen Tieren als Referenz genutzt wird. Tiere, die auf einen Inklinationskompass vertrauen, können zwischen polwärts- und äquatorwärts unterscheiden; ein Polaritätskompass erlaubt Tieren die Unterscheidung zwischen Nord- und Südpol. Die Kompasssysteme beruhen auf unterschiedlichen Mechanismen (bei terrestrischen Tieren: Biradikal-Mechanismus oder ein auf magnetisierten Partikeln beruhender Mechanismus) und der Sitz der Magnetorezeptoren ist vielseitig. Auch wenn seit Beginn der Magnetforschung stetig neue Tierarten dazukommen, hat die vorliegende Dissertation hoffentlich einen Überblick über die Magnetorezeption der Wirbeltiere geben können.

Vor allem im subterranean Habitat, dem Lebensraum der untersuchten Graumulle (*Fukomys* sp.) und Coruros (*Spalycopus cyanus*), in dem der Zugang zu anderen sensorischen Hinweisen limitiert ist, bietet die Orientierung am magnetischen Feld einen entscheidenden Vorteil. Es ist bekannt, dass sich Graumulle beim Bau ihrer Nester an der Polarität des Erdmagnetfeldes orientieren. Die Frage, ob die Tiere jedoch auch die Intensität des Magnetfeldes wahrnehmen können und die Anwesenheit einer magnetischen Anomalie das Verhalten der Tiere beeinflusst, konnte mit dieser Arbeit leider nicht beantwortet werden und bleibt nach wie vor ein Geheimnis. Möglicherweise lag die künstlich erhöhte/reduzierte Feldstärke außerhalb eines für sie wahrnehmbaren Bereiches oder aber die Nutzung der Intensität als Hinweis ist Aufgaben-spezifisch und spielt nur bei der Überwindung größerer Distanzen, wie etwa der Orientierung innerhalb ihrer ausgedehnten Tunnelsysteme, eine Rolle. Denkbar wäre auch ein Konflikt magnetischer und nicht-magnetischer Hinweise oder schlicht die Tatsache, dass die Graumulle lediglich die Polarität zur Orientierung nutzen und die Affinität für die Richtung des Magnetfeldes größer ist als die Aversion oder Affinität gegenüber der magnetischen Anomalie.

Leider ist es technisch momentan schwierig und finanziell sehr aufwändig die magnetischen Parameter, die nicht untersucht werden sollen, so konstant zu halten bzw. auszuschalten, dass lediglich die Auswirkung des gewünschten Parameters analysiert werden kann.

Auch die Bedingungen, unter denen die Coruros getestet worden sind, waren leider nicht gänzlich kontrollierbar und damit suboptimal. Der Einfluss elektromagnetischer Strahlung könnte das Verhalten der Tiere beeinflusst haben, sodass zum jetzigen Zeitpunkt immernoch keine Aussage darüber getroffen werden kann, ob und inwieweit Coruros das magnetische Feld als Referenz bei der Orientierung nutzen. Möglicherweise besitzen Coruros keine Richtungspräferenz beim Anlegen ihrer Nester, sondern orientieren sich lediglich beim Bau ihrer Gangsysteme an den magnetischen Hinweisen. Des Weiteren könnte es sein, dass nur innerhalb bestimmter Familien (nachgewiesen für Bathyergidae und Spalacidae) überhaupt Richtungspräferenzen auftreten.

Die Tatsache, dass weder meine Versuche mit den Graumullen noch mit den Coruros erfolgreich waren und dazu beitragen konnten verbleibende Rätsel der Magnetorezeption dieser subterranean Säugetiere zu lüften, mag auch darin begründet liegen, dass es schwierig war/ist, die Tiere überhaupt zu motivieren; auch eine Erhöhung der Stichprobenzahl bei zukünftigen Versuchen wäre sicherlich von Vorteil.

Die Magnetorezeption von Graumullen und Coruros ist ein omnipräsentes Thema in der Abteilung Allgemeine Zoologie, das kontinuierlich weiterverfolgt wird und an dem, sofern es die personellen und finanziellen Mittel zulassen, mit Hochdruck gearbeitet wird. Ein wichtiger Schritt in Richtung kontrollierbare Versuchsbedingungen konnte bereits gemacht werden: es wurde ein neues Gewächshaus geplant (und hoffentlich in Kürze gebaut), das unerwünschtes elektromagnetisches Rauschen in einem gewissen Frequenzbereich abschirmt und Untersuchungen in einem homogenen Magnetfeld möglich macht.

Welche Auswirkungen extrem niedrig-frequente Magnetfelder (ELFMF) auf das Verhalten von Säugetieren haben können, konnte der letzte Teil meiner Arbeit zeigen. Mit Hilfe einfacher, nicht-invasiver Methoden ist es uns erstmalig gelungen eine Körperausrichtung an magnetischen Feldlinien bei größeren Säugetieren nachzuweisen (Begall et al., 2008; Burda et al., 2009). Unter normalen Bedingungen des Erdmagnetfeldes (und wenn klimatische Faktoren wie Wind, Sonne oder Temperatur keine Rolle spielen), zeigen Rinder (*Bos primigenius taurus*), Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*) eine Ausrichtung ihres Körpers, die in etwa einer nord-südlichen Richtung

entspricht; unter oder in der unmittelbaren Nähe von Hochspannungsleitungen bzw. -masten ist die Orientierung von Rindern und Rehen jedoch gestört. Der störende Effekt nimmt mit zunehmender Distanz zu den Leitern ab.

Darüber hinaus konnten wir zeigen, dass die Verteilung der Körperorientierung abhängig von der Richtung der Stromleitung ist. Bei Tieren, die Schwankungen des Azimut ausgesetzt sind (N-S-Leitungen), wächst die Streuung innerhalb ihrer Verteilung; Schwankungen aller Parameter (NW-SO- bzw. NO-SW-Leitungen) führen zu einer Desorientierung. Wenn die Wiederkäuer Feldern ausgesetzt sind, die durch maximale Schwankungen der horizontalen Intensität und der Inklination charakterisiert sind (O-W-Leitungen), drehen sie ihre Körperausrichtung um  $90^\circ$ . Auf der nördlichen Seite dieser ost-westlich verlaufenden Hochspannungsleitungen sind Rinder besser orientiert, was eine Orientierung, basierend auf der Inklination des Feldes vermutlich ausschließt. Das gezeigte Verhalten könnte eher auf einem Intensitäts-abhängigen Mechanismus oder einem Intensitäts-abhängigen Polaritätskompass basieren.

Welcher physiologische Mechanismus der magnetischen Ausrichtung der Wiederkäuer zugrunde liegt, bleibt rätselhaft. Mit Hilfe eines Elektroenzephalogramms könnte zukünftig untersucht werden, welche neurophysiologischen Funktionen mit der magnetischen Ausrichtung einhergehen.

Darüber hinaus sollen weitere Tierarten mit Hilfe der Google Earth-Methode auf eine mögliche magnetische Ausrichtung überprüft werden; einige wenige bislang unveröffentlichte Daten zu z. B. Wildschweinen, Hausschafen, Ziegen und Mufflons scheinen konsistent mit unseren Ergebnissen zu sein und ebenfalls für die Präsenz einer Magnetorezeption zu sprechen. Erste Untersuchungen an Pferden erbrachten keine Ergebnisse, die auf eine Magnetorezeption schließen lassen könnten. Während eine anguläre Ausrichtung der Tiere keine Präferenz erkennen ließ, weist die axiale Auswertung auf eine Präferenz für ONO bzw. WSW hin. Diese Präferenz blieb jedoch auch unter Hochspannungsleitungen bestehen. Der zusätzliche Umstand, dass die ausgewerteten Satellitenaufnahmen überwiegend in den Morgenstunden aufgenommen wurden, wenn die Sonne aus süd-östlicher Richtung schien, lässt eher ein Artefakt als tatsächliche Magnetorezeption vermuten (Begall et al., 2013). Bemühungen, die Ausrichtung afrikanischer Großsäuger mittels Satellitenaufnahmen zu untersuchen, blieben bis zum jetzigen Zeitpunkt ebenfalls erfolglos. Auch wenn die Größe der Tiere und die spärliche Vegetation die Suche erleichtern müssten, verhindert die überwiegend schlechte Qualität der Bilder nicht nur eine Unterscheidung zwischen Kopf und Hinterteil der

Tiere, was eine Voraussetzung für eine anguläre Auswertung wäre, sondern grundlegend die Identifizierung der Tiere. Da die Satellitenaufnahmen jedoch kontinuierlich überarbeitet werden und auch immer neue Gebiete fotografisch erschlossen werden, dürfte es hoffentlich nur eine Frage der Zeit sein, bis sich weitere Großsäuger hinsichtlich ihrer potenziellen magnetischen Ausrichtung untersuchen lassen.

## 10 Literatur

- Acosta-Avalos, D., Wajnberg, E., Oliveira, P. S., Leal, I., Farina, M. & Esquivel, D. M. S. (1999): Isolation of magnetic nanoparticles from *Pachycondyla marginata* ants. J Exp Biol 202: 2687–2692.
- Adair, R. K. (1993): Effects of ELF magnetic fields on biological magnetite. Bioelectromagnetics 14: 1-4.
- Adair, R. K. (1994): Constraints of thermal noise on the effects of weak 60-Hz magnetic fields acting on biological magnetite. Proc Natl Acad Sci USA 91: 2925-2929.
- Albertz, J. (2007): Einführung in die Fernerkundung. Grundlagen der Interpretation von Luft- und Satellitenbildern. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- Bahlburg, H. & Breitzkreuz, C. (1998): Grundlagen der Geologie. Enke Stuttgart.
- Baker, R. (1984): Sinal magnetite and direction finding. Phys Technol 15: 30-36.
- Banaclocha, M. A. M., Bókkon, I. & Banaclocha, H. M. (2010): Long-term memory in brain magnetite. Medical Hypotheses 74: 254-257.
- Beason, R. C. & Nichols, J. E. (1984): Magnetic orientation and magnetically sensitive material in a transequatorial migratory bird. Nature 309: 151–153.
- Beason, R. C. & Brennan, W. J. (1986): Natural and induced magnetization in the Bobolink, *Dolichonyx oryzivorus* (Aves: Icteridae). J Exp Biol 125: 49–56.
- Beason, R. C., Dussourd, N. & Deutschlander, M. E. (1995): Behavioural evidence for the use of magnetic material in magnetoreception by a migratory bird. J Exp Biol 198: 141-146.
- Becker, G. (1974): Einfluß des Magnetfelds auf das Richtungsverhalten von Goldfischen. Naturwissenschaften 61: 220-221.
- Becker, G. (1976): Chemische und physikalische Einflüsse auf Aktivität und Richtungsverhalten beim Galeriebau von Termiten. Mitt Dtsch Entomol Ges 35: 99-104.
- Begall, S. (1999): Verhaltensökologische und genetische Analysen der Sozial- und Populationsstruktur von Coruros (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae, Rodentia) aus Chile. Inauguraldissertation zur Erlangung des Doktorgrades Dr. rer. nat. des

Fachbereiches Bio- und Geowissenschaften, Landschaftsarchitektur an der Universität-GH Essen.

- Begall S., Burda, H. & Gallardo, M. H. (1999): Reproduction, postnatal development and growth of social coruros, *Spalacopus cyanus* (Octodontidae, Rodentia) from Chile. *J Mamm* 80: 210-217.
- Begall, S., Červený, J., Neef, J., Vojtěch, O. & Burda, H. (2008): Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 13451-13455.
- Begall, S., Burda, H., Červený, J., Gerter, O., Neef-Weisse, J. & Němec, P. (2011): Further support for the alignment of cattle along magnetic field lines: reply to Hert et al. *J Comp Physiol A* 197: 1127-1133.
- Begall, S., Malkemper, E. P., Červený, J., Burda, H. & Němec, P. (2013): Magnetic alignment in mammals and other animals. *Mamm Biol* 78: 10-20.
- Begall, S. Němec, P., Malkemper, E. P., Weisse, J. & Burda, H. (2014): Cattle under power lines – extremely low frequency magnetic fields (ELFMF) disturb magnetic alignment. Abstract, BioEM Conference, Cape Town, Südafrika.
- Bell, G. B., Marino, A. A. & Chesson, A. L. (1992): Alterations in brain electrical activity caused by magnetic fields: detecting the detection process. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology* 83: 389-397.
- Benhamou, S., Sudre, J. I., Bourjea, J., Ciccione, S., De Santis, A. & Luschi, P. (2011): The role of geomagnetic cues in green turtle open sea navigation. *PLoS ONE* 6: e26672.
- Berendes, M. (1999): Temperaturpräferenzen bei im Labor gehaltenen Sandgräbern. Schriftliche Hausarbeit im Rahmen der Ersten Staatsprüfung für das Lehramt für die Sekundarstufen I/II. Universität Essen.
- Berk, M., Dodd, S. & Henry, M. (2006): Do ambient electromagnetic fields affect behaviour? A demonstration of the relationship between geomagnetic storm activity and suicide. *Bioelectromagnetics* 27:151–155.
- Blakemore, R. P. (1975): Magnetotactic bacteria. *Science* 190: 377-379.
- Brassart, J., Kirschvink, J. L., Phillips, J. B. & Borland, S. C. (1999): Ferromagnetic material in the eastern red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*. *J Exp Biol* 202: 3155–3160.

- Buchler, E. R. & Wasilewski, P. J. (1985): Magnetic remanence in bats. In: Kirschvink, J. L., Jones, D. S. & MacFadden, M. J. (1985): Magnetite biomineralization and magnetoreception in organisms. Plenum Press, New York: 483-487.
- Burda, H., Marhold, S., Westenberger, T., Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (1990a): magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). *Experientia* 46: 528-530.
- Burda H., Bruns V., Müller M. (1990 b): Sensory adaptations in subterranean mammals. In: Nevo E. & Reig O.A. (eds.) Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. New York: Alan R. Liss, Inc.; Progr. Clin. Biol. Res. 335: 269-293.
- Burda, H., Beiles, A., Marhold, S., Simson, S., Nevo, E. & Wiltschko, W. (1991): Magnetic orientation in subterranean mole rats of the superspecies *Spalax ehrenbergi*: Experiments, patterns, and memory. *Isr J Zool* 37: 182-183.
- Burda, H., Begall, S., Červený, J., Neef, J. & Němec, P. (2009): Extremely low-frequency electromagnetic fields disrupt magnetic alignment of ruminants. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 5708-5713.
- Burger, T., Lucová, M., Moritz, R. E., Oelschläger, H. A., Druga, R., Burda, H., Wiltschko, W., Wiltschko, R. & Němec, P. (2010): Changing and shielded magnetic fields suppress c-Fos expression in the navigation circuit: input from the magnetosensory system contributes to the internal representation of space in a subterranean rodent. *J R Soc Interface* 7: 1275–1292.
- Buskirk, R. E. & O'Brien, W. P. Jr. (1985): Magnetic remanence and response to magnetic fields in crustacea. In: Kirschvink, J. L., Jones, D. S. & MacFadden, M. J. (1985): Magnetite biomineralization and magnetoreception in organisms. Plenum Press, New York: 365-383.
- Carrubba, S., Frilot II, C., Chesson Jr., A. L. & Marino, A. A. (2007): Evidence of a nonlinear human magnetic sense. *Neuroscience* 144: 356-367.
- Cernuda-Cernuda, R., García-Fernández, J. M., Gordijn, M. C. M., Bovee-Geurts, P. H. M. & DeGrip, W. J. (2003): The eye of the african mole-rat *Cryptomys anselli*: to see or not to see? *Eur J Neurosci* 17: 709-720.
- Červený, J., Begall, S., Koubek, P., Novakova, P. & Burda, H. (2011): Directional preference may enhance hunting accuracy in foraging foxes. *Biol Lett* 7: 355-357.

- Chernetsov, N., Kishkinev, D., Kosarev, V. & Bolshakov, C. V. (2011): Not all songbirds calibrate their magnetic compass from twilight cues: a telemetry study. *J Exp Biol* 214: 2540-2543.
- Chew, G. L. & Brown, G. E. (1989): Orientation of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in normal and null magnetic fields. *Can J Zool* 67: 641-643
- Cochran, W.W., Mouritsen, H. & Wikelski, M. (2004): Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues. *Science* 304: 405–408.
- Davila, A. F., Winklhofer, M., Shcherbakov, V. P. & Petersen, N. (2005): Magnetic pulse affects a putative magnetoreceptor mechanism. *Biophys J* 89: 56-63.
- Denzau, S., Kuriakose, D., Freire, R., Munro, U. & Wiltschko, W. (2011): Conditioning domestic chickens to a magnetic anomaly. *J Comp Physiol A* 197: 1137-1141.
- Denzau, S., Nießner, C., Rogers, L. J. & Wiltschko, W. (2013a): Ontogenetic development of magnetic compass orientation in domestic chickens (*Gallus gallus*). *J Exp Biol* 216: 3143-3147.
- Denzau, S., Nießner, C., Rogers, L. J. & Wiltschko W. (2013b): The magnetic compass of domestic chickens. *Communicative & Integrative Biology* 6:e27096; <http://dx.doi.org/10.4161/cib.27096>.
- Deutschlander, M. E., Phillips, J. B. & Borland, S. C. (1999): The case for a light-dependent magnetoreception mechanism in animals. *J Exp Biol* 202: 3155-3160.
- Deutschlander, M. E., Freake, M. J., Borland, S. C., Phillips, J. B., Madden, R. C., Anderson, L. E. & Wilson, B. W. (2003): Learned magnetic compass orientation by the Siberian hamster, *Phodopus sungorus*. *Anim Behav* 65: 779-786.
- Deutschlander, M. E., Phillips, J. B. & Munro, U. (2012): Age-dependent orientation to magnetically-simulated geographic displacements in migratory Australian silveryeyes (*Zosterops l. lateralis*). *J Ornithol* 124 (3): 467-477.
- Diebel, C. E., Proksch, R., Green, C. R., Neilson, P. & Walker, M. M. (2000): Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature* 406: 299-302.
- Diego-Rasilla, F. J (2003): Homing ability and sensitivity to the geomagnetic field in the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Ethol Ecol Evol* 15: 251-259.
- Diego-Rasilla, F. J. & Phillips, J. B. (2007): Magnetic compass orientation in larval Iberian green frogs, *Pelophylax perezi*. *Ethology* 113: 474-479.



- Diego-Rasilla, F. J., Luengo, R. M & Phillips, J. B. (2010): Light-dependent magnetic compass in Iberian green frog tadpoles. *Naturwissenschaften* 97: 1077-1088.
- Diego-Rasilla, F. J., Luengo, R. M & Phillips, J. B (2013): Use of a light-dependent magnetic compass for y-axis orientation in European common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *J Comp Physiol A* 199:619–628.
- Dimitrova, S., Stoilova, I. & Cholakov, I. (2004): Influence of local geomagnetic storms on arterial blood pressure. *Bioelectromagnetics* 25:408–414.
- Dudel, J., Menzel, R. & Schmidt, R. F. (1996): *Neurowissenschaft. Vom Molekül zur Kognition*. Springer- Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Barcelona, Budapest, Hongkong, London, Mailand, Paris, Santa Clara, Singapur, Tokio.
- Eder, S. H. K., Cadiou, H., Muhamad, A., McNaughton, P. A., Kirschvink, J. L. & Winklhofer, M. (2012): Magnetic characterization of isolated candidate vertebrate magnetoreceptor cells. *Proc Natl Acad Sci USA*. Early edition doi/10.1073/pnas.1205653109.
- Eloff, G. (1951): Orientation in the mole-rat *Cryptomys*. *Br J Psychol* 42: 134–145.
- Engels, S., Schneider, N.-L., Lefeldt, N., Hein, C. M., Zapka, M., Michalik, A., Elbers, D., Kittel, A., Hore, P. J. & Mouritsen, H. (2014): Anthropogenic electromagnetic noise disrupts magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature* 509: 353–356. DOI: 10.1038/nature13290.
- Etienne, A. S. & Jeffery, K. J. (2004): Path Integration in mammals. *Hippocampus* 14: 180-192.
- Falkenberg, G., Fleissner, G., Schuchardt, K., Kuehbacher, M., Thalau, P., Mouritsen, H., Heyers, D., Wellenreuther, G. & Fleissner, G. (2010): Avian magnetoreception: elaborate iron mineral containing dendrites in the upper beak seem to be a common feature of birds. *PLoS ONE* 5(2): e9231. doi:10.1371/journal.pone.0009231.
- Finney, B. (1995): A role for magnetoreception in human navigation? *Current Anthropology* 36: 500-506.
- Fleissner, G., Holtkamp-Rötzler, E., Hanzlik, M., Winklhofer, M., Fleissner, G., Petersen, N. & Wiltschko, W. (2003): Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *J Comp Neurol* 458: 350-360.

- Fleissner, G., Stahl, G. Thalau, P. Falkenberg, G. & Fleissner, G. (2007): A novel concept of Fe-mineral-based magnetoreception: histological and physicochemical data from the upper beak of homing pigeons. *Naturwissenschaften* 94: 631-642.
- Forschungsstelle für Elektropathologie, München (2011): Elektrische und magnetische Felder. Strom im Alltag. VWEW Energieverlag GmbH, Frankfurt am Main.
- Freaake, M. J., Borland, S. C. & Phillips, J. B. (2002): Use of a magnetic compass for Y-axis orientation in larval bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Copeia* 2002: 466-471.
- Freaake, M. J. & Phillips, J. B. (2005): Light-dependent shift in bullfrog tadpole magnetic compass orientation: evidence for a common magnetoreception mechanism in Anuran and Urodele amphibians. *Ethology* 111: 241-254.
- Freire, R., Munro, U. H., Rogers, L. J., Wiltchko, R. & Wiltchko, W. (2005): Chicken orient using a magnetic compass. *Curr Biol* 15: R620-R621.
- Freire, R. & Birch, T. E. (2010): Conditioning to magnetic direction in the Pekin duck (*Anas platyrhynchos domestica*). *J Exp Biol* 213: 3423-3426. doi:10.1242/jeb.047613.
- Fuller, P. M., Jones, T. A., Jones, S. M. & Fuller C. A. (2002): Neurovestibular modulation of circadian and homeostatic regulation: vestibulohypothalamic connection? *Proc Natl Acad Sci USA* 99: 15723–15728.
- Fuxjager, M. J., Eastwood, B. S. & Lohmann, K. J. (2011): Orientation of hatchling loggerhead sea turtles to regional magnetic fields along a transoceanic migratory pathway. *J Exp Biol* 214: 2504-2508.
- Gaggini, V., Baldaccini, N. E., Spina, F. & Guinchi, D. (2010): Orientation of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: cue-conflict experiments during spring migration. *Behav Ecol Sociobiol* 64: 1333–1342.
- Gagliardo, A., Ioalè, P., Savini, M. & Wild, M. (2006): Having the nerve to home: trigeminal magnetoreceptor versus olfactory mediation of homing in pigeons. *J Exp Biol* 209: 2888-2892.
- Galland, P. & Pazur, A. (2005): Magnetoreception in plants. *J Plant Res* 118: 371–389.
- Gellermann, L. W. (1933): Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments. *J Genet Psychol* 42: 206-208.
- Gould, J. L., Kirschvink, J. L. & Deffeyes, K. S. (1978): Bees have magnetic remanence. *Science* 201: 1026-1028.

- Gould, J. L. (1980): The case for magnetic sensitivity in birds and bees (such as it is). *American Scientist* 68: 256-267.
- Grümmer, R., Ladd, M. E. & Winterhager, E. (2008): Einfluss von statischen Magnetfeldern auf die Fortpflanzung (Fertilität, Schwangerschaft, Embryonalentwicklung). Erstellt im Auftrag des Bundesamtes für Strahlenschutz.
- Hamza, A.-S. H. (2005): Evaluation and measurement of magnetic field exposure over human body near EHV transmission lines. *Electric Power Systems Research* 74: 105-118.
- Hanzlik, M., Heunemann, C., Holtkamp-Rötzler, E., Winklhofer, M., Petersen, N. & Fleissner, G. (2000): Superparamagnetic magnetite in the upper beak tissue of homing pigeons. *Biometals* 13:325–331.
- Harada, Y., Taniguchi, M., Namatame, H. & Iida, A. (2001): Magnetic materials in otoliths of bird and fish lagena and their function. *Acta Otolaryngol* 121: 590-595.
- Hart, V., Kušta, T., Němec, P., Bláhová, V., Ježek, M., Nováková, P., Begall, S., Červený, J., Hanzal, V., Malkemper, E. P., Štípek, K., Vole, C. & Burda, H. (2012): Magnetic alignment in carps: Evidence from Czech Christmas fish market. *PLoS ONE* 7: e51100.
- Hart, V., Malkemper, E. P., Kušta, T., Begall, S., Nováková, P., Hanzal, V., Pleska, L., Ježek, M., Policht, R., Husinec, V., Červený, J. & Burda, H. (2013a): Directional compass preference for landing in water birds. *Front Zool* 10: 38.
- Hart, V., Nováková, P., Malkemper, E. P., Begall, S., Hanzal, V., Ježek, M., Kušta, T., Němcová, V., Adámková, J., Benediktová, K., Červený, J. & Burda, H. (2013b): Dogs are sensitive to small variations of the Earth's magnetic field. *Front Zool*, **10**:80.
- Haugh, C. V. & Walker, M. M. (1998): Magnetic discrimination learning in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J Nav* 51: 35-45.
- Hautot, D., Pankhurst, Q. A., Khan, N. & Dobson, J. (2003): Preliminary evaluation of nanoscale biogenic magnetite and Alzheimer's disease brain tissue. *Proc R Soc B* 270: 62-64. (DOI 10.1098/rsbl.2003.0022.)
- Hein, C. M., Engels, S., Kishkinev, D. & Mouritsen, H. (2011): Robins have a magnetic compass in both eyes. Arising from W. Wiltschko et al. *Nature* 419, 467–470 (2002). *Nature* 471: E11-2.

- Hellinger, J. & Hoffmann, K.P. (2009): Magnetic field perception in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. J Comp Physiol A 195: 873-879.
- Hellinger, J. & Hoffmann, K.P. (2012): Magnetic field perception in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: magnetite mediated, light dependent or both? J Comp Physiol A 198: 593-605.
- Hert, J., Jelinek, L., Pekarek, L. & Pavlicek, A. (2011): No alignment of cattle along geomagnetic field lines found. J Comp Physiol A 197: 677-682.
- Heyers, D., Manns, M., Luksch, H., Güntürkün, O. & Mouritsen, H. (2007): A visual pathway links brain structures active during magnetic compass orientation in migratory birds. PLoS ONE 2: e937.
- Holland, R. A., Thorup, K., Vonhof, M. J., Cochran, W. W. & Wikelski, M. (2006a): Navigation: Bat orientation using Earth's magnetic field. Nature 444: 653.
- Holland, R. A. (2006b): Orientation and navigation in bats: knows unknowns or unknown unknowns? Behav Ecol Sociobiol 61: 653-660.
- Holland, R. A., Kirschvink, J. L., Doak, T. G. & Wikelski, M. (2008): Bats use magnetite to detect the Earth's magnetic field. PLoS ONE 3: e1676.
- Holland, R. A. (2010): Bats: Orientation, navigation and homing. In: Breed, M. D. & Moore, J. (eds.). Encyclopedia of Anim Behav 1: 177-185.
- Holland R. A. (2010a): Differential effects of magnetic pulses on the orientation naturally migrating birds. J R Soc Interface 7: 1617-1625
- Holland, R. A. & Helm, B. (2013): A strong magnetic pulse affects the precision of departure direction of naturally migrating adult but not juvenile birds. J R Soc Interface 10: 20121047.
- Holland, R., Filannino, C. & Gagliardo, A. (2013): A magnetic pulse does not affect homing pigeon navigation: a GPS tracking experiment. J Exp Biol 216: 2192-2200.
- Houpt, T. A., Pittman, D. W., Barranco, J. M., Brooks, E. H. & Smith, J. C. (2003): Behavioral effects of high-strength static magnetic fields on rats. J Neurosci 23 (4): 1498-1505.
- Houpt, T. A. & Houpt, C. E. (2010): Circular swimming in mice after exposure to a high magnetic field. Physiol Behav 100: 284-290.
- Huang, S. (2012): Making magnetic yeast. PLoS Biology 10: e1001274.

- Huss, A., Spoerri, A., Egger, M. & Rösli, M. (2008): Residence near power lines and mortality from neurodegenerative diseases: Longitudinal study of the Swiss population. *Am J Epidemiol* 169: 167-175. doi: 10.1093/aje/kwn297.
- Johnsen, S. & Lohmann, K. J. (2005): The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience* 6: 703-712.
- Jones, D. S. & MacFadden, B. J. (1982): Induced magnetization in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Insecta, Lepidoptera). *J Exp Biol* 96: 1-9.
- Kappeler, P. M. (2006): *Verhaltensbiologie*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Keary, N., Ruploh, T., Voss, J., Thalau, P., Wiltshko, R., Wiltshko, W. & Bischof, H.-J. (2009): Oscillating magnetic field disrupts magnetic orientation in Zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Front Zool* 6: 25. doi:10.1186/1742-9994-6-25.
- Keeton, W. T., Larkin, T. S. & Windsor, D. M. (1974): Normal fluctuations in the earth's magnetic field influence pigeon orientation. *J Comp Physiol* 95: 95-103.
- Kemper, B. (1997): Raumorientierung bei Coruros (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae, Rodentia). Schriftliche Hausarbeit im Rahmen der Ersten Staatsprüfung für das Lehramt für die Sekundarstufe I und II.
- Kimchi, T. & Terkel, J. (2001): Magnetic compass orientation in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*. *J Exp Biol* 204: 751-758.
- Kimchi, T. & Terkel, J. (2003): Mole rats (*Spalax ehrenbergi*) select bypass burrowing strategies in accordance with obstacle size. *Naturwissenschaften* 90: 36-39.
- Kimchi, T., Etienne, A. S. & Terkel, J. (2004): A subterranean mammal uses the magnetic compass for path integration. *Proc Natl Acad Sci USA* 101: 1105-1109.
- Kirschvink, J. L. & Gould, J. L. (1981): Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *BioSystems* 13: 181-201.
- Kirschvink, J. L. (1992): Comment on "Constraints on biological effects of weak extremely-low-frequency electromagnetic-fields". *Phys Rev A* 46: 2178-2184.
- Kirschvink, J. L., Kobayashi-Kirschvink, A., Diaz-Ricci, J. C. & Kirschvink, S. J. (1992): Magnetite in human tissues: A mechanism for the biological effects of weak ELF magnetic fields. *Bioelectromagnetics Supplement* 1: 101-113.
- Kirschvink, J. L., Walker, M. M. & Diebel, C. E. (2001): Magnetite-based magnetoreception. *Current Opinion in Neurobiology* 11: 462-467.

- Klinowska, M. (1988): Cetacean “navigation” and the geomagnetic field. *J Nav* 41: 52-71.
- Kock, D., Ingram, C. M., Frabotta, L. J., Burda, H. & Honeycutt, R. L. (2006): On the nomenclature of Bathyergidae and *Fukomys* n. g. (Mammalia: Rodentia). In: *Zootaxa* 1142: 51-55.
- Lauwers, M., Pichler, P., Edelman, N. B., Resch, G. P., Ushakova, L., Salzer, M. C., Heyers, D., Saunders, M., Shaw, J. & Keays, D. A. (2013): An iron-rich organelle in the cuticular plate of avian hair cells. *Curr Biol* 23: 924-929.
- Liboff, A. R. & Jenrow, K. A. (2000): New model for the avian magnetic compass. *Bioelectromagnetics* 21. S. 555-565.
- Light, P., Salmon, M. & Lohmann, K. J. (1993): Geomagnetic orientation of Loggerhead Sea Turtles: Evidence for an inclination compass. *J Exp Biol* 182: 1-10.
- Lindauer, M. & Martin, H. (1968): Die Schwereorientierung der Bienen unter dem Einfluß des Erdmagnetfeldes. *Z Vergl Physiol* 60: 219-243.
- Lindauer, M. & Martin, H. (1973): Orientierung im Magnetfeld. *Fortsch Zoolog* 21: 211-288.
- Liu, X. & Chernetsov, N. (2012): Avian orientation: multi-cue integration and calibration of compass systems. *Chinese Birds* 3: 1-8.
- Lohmann, K. J. (1984): Magnetic remanence in the Western Atlantic spiny lobster, *Panulirus argus*. *J Exp Biol* 113: 29-41.
- Lohmann, K. J. (1991): Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *J Exp Biol* 155: 37-49
- Lohmann, K. J. & Lohmann, C. M. F. (1993): A light-independent magnetic compass in the leatherback sea turtle. *Biol. Bull.* 185: 149-151.
- Lohmann, K. J. & Lohmann, C. M. F. (1994): Detection of magnetic inclination angle by sea turtles: a possible mechanism for determining latitude. *J Exp Biol* 194: 23-32.
- Lohmann, K. J. & Lohmann, C. M. F. (1996): Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nature* 380: 59-61.
- Lohmann, K. J., Cain, S. D., Dodge, S. A. & Lohmann, C. M. F. (2001): Regional magnetic field as navigational markers for sea turtles. *Science* 294: 364-365.
- Lowenstam, H. A. (1962): Magnetite in denticle capping in recent chitons (polyplacophora). *newblock Geol Soc Am Bull* 73: 435-438.

- Maher, B. A. (1998): Magnetite biomineralization in termites. *Proc R Soc B* 265: 733–737.
- Marhold, S. (1995): Magnetkompassorientierung bei subterranean Graumullen, *Cryptomys spec.* (Bathyergide, Rodentia). Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften im Fachbereich Biologie der Johann Wolfgang Goethe-Universität. Frankfurt am Main.
- Marhold, S., Wiltshko, W., Burda, H., (1997): A magnetic polarity compass for direction finding in a subterranean mammal. *Naturwissenschaften* 84:421-423.
- Marhold, S., Beiles, A., Burda, H., Nevo, E. (2000): Spontaneous directional preference in a subterranean rodent, the Blind Mole-rat, *Spalax ehrenbergi*. *Folia Zoologica* 49 (1): 7-18.
- Mather, J. G. & Baker, R. R. (1981): Magnetic sense of direction in woodmice for route-based navigation. *Nature* 291: 152-155.
- McKay, B. E. & Persinger, M. A. (2000): Application timing of complex magnetic fields delineates windows of posttraining-pretesting vulnerability for spatial and motivational behaviors in rats. *Int J Neurosci* 103: 69-77.
- Merkel, F. W. (1980): Orientierung im Tierreich. Grundbegriffe der modernen Biologie, Bd. 15. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- Möller, A., Sagasser, S., Wiltshko, W. & Schierwater, B. (2004): Retinal cryptochrome in a migratory passerine bird: a possible transducer for the avian magnetic compass. *Naturwissenschaften* 91: 585–588.
- Moore, F. R. (1977): Geomagnetic disturbance and the orientation of nocturnally migrating birds. *Science* 196:682–684.
- Mora, C. V., Davison, M., Wild, J. M., & Walker, M. M. (2004): Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature* 432: 508-511.
- Mora, C. V. & Bingman, V. P. (2013): Detection of magnetic field intensity gradient by homing pigeons (*Columba livia*) in a novel “virtual magnetic map” conditioning paradigm. *PLoS ONE* 8(9):e72869. doi: 10.1371/journal.pone.0072869.
- Moritz, R. E., Burda, H., Begall, S. & Némec, P. (2007): Magnetic compass: A useful tool underground. In: Begall, S., Burda, H. & Schleich, C. E. (2007): Subterranean Rodents: News from Underground. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.

- Mouritsen, H., Feenders, G., Liedvogel, M., Wada, K. & Jarvis, E. D. (2005): Night-vision brain area in migratory songbirds. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 8339-8344.
- Muheim, R., Jenni, L. & Weindler, P. (1999): The orientation behaviour of chaffinches, *Fringilla coelebs*, caught during active migratory flight, in relation to the sun. *Ethology* 105: 97–110.
- Muheim, R., Phillips, J. B. & Åkesson, S. (2006a): Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds. *Science* 313: 837-839.
- Muheim, R., Edgar, N. M., Sloan, K. A. & Phillips, J. B. (2006b): Magnetic compass orientation in C57BL/6J mice. *Learning & Behavior* 34: 366-373.
- Munro, U., Munro, J. A., Phillips, J. B., Wiltschko, R & Wiltschko, W. (1997): Evidence for a magnetite-based navigational ‘map’ in birds. *Naturwissenschaften* 84: 26-28.
- Muxworthy, A. R. & Williams, W. (2009): Critical superparamagnetic/single-domain grain sizes in interacting magnetite particles: implications for magnetosome crystals. *J R Soc Interface* 6: 1207-1212. doi: 10.1098/rsif.2008.0462.
- Němec, P., Altmann, J., Marhold, S., Burda, H. & Oelschläger, H. A. (2001): Neuroanatomy of magnetoreception: The superior colliculus involved in magnetic orientation in a mammal. *Science* 294: 366-368.
- Němec, P., Burda, H. & Oelschläger, H. H. A. (2005): Towards the neural basis of magnetoreception: A neuroanatomical approach. *Naturwissenschaften* 92: 151-157.
- Nishimura, T., Okano, H., Tada, H., Nishimura, E., Sugimoto, K., Mohri, K. & Fukushima, M. (2010): Lizards respond to an extremely low-frequency electromagnetic field. *J Exp Biol* 213: 1985-1990.
- O’Leary, D. P., Vilches-Troya, J., Dunn, R. F. & Campos-Mundoz, A (1981): Magnets in guitarfish vestibular receptors. *Experientia* 37: 86-88.
- Oliveriusová, L., Němec, P., Králová, S. & Sedláček, F. (2012): Magnetic compass orientation in two strictly subterranean rodents: learned or species-specific innate directional preference? *J Exp Biol* 215: 3649-3654.
- Olsen, R. G. (1993): Electromagnetic fields from power lines. *Proc. IEEE International Symposium on Electromagnetic Compatibility (IEEE, Dallas)*: 138-143.
- Olson, B. E. & Wallander, R. T. (2001): Orientation of beef cattle grazing foothill winter range in Montana. *Proc W Sect Amer Soc Animal Sci* 52: 1-6.



- Ozen, S. (2008): Evaluation and measurement of magnetic field exposure at a typical high-voltage substation and its power-lines. *Radiat Prot Dosimetry* 128: 198-205.
- Patzenhauerová, H., Bryja, J. & Šumbera, R. (2010): Kinship structure and mating system in a solitary subterranean rodent, the silvery mole-rat. *Behav Ecol. Sociobiol.* 64: 757-767.
- Perry, A., Bauer, G. B. & Dizon, A. E. (1985): Magnetoreception and biomineralization of magnetite in amphibians and reptiles. In: Kirschvink, J. L., Jones, D. S. & MacFadden, M. J. (1985): Magnetite biomineralization and magnetoreception in organisms. Plenum Press, New York: 439-453.
- Phillips, J. B. (1977): Use of the earth's magnetic field by orienting cave salamanders (*Eurycea lucifuga*). *J Comp Physiol* 121:273–288.
- Phillips, J. B. (1986a): Magnetic compass orientation in the Eastern red-spotted newt (*Notophthalmus viridescens*). *J Comp Physiol A* 158: 103-109.
- Phillips, J. B. (1986b): Two magnetoreception pathways in a migratory salamander. *Science* 233: 765-767.
- Phillips, J. B. & Borland, S. C. (1992a): Magnetic compass orientation is eliminated under near-infrared light in the eastern red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*. *J Exp Biol* 188: 275-291.
- Phillips, J. B. & Borland, S. C. (1992b): Behavioral evidence for the use of light-dependent magnetoreception mechanism by a vertebrate. *Nature* 359: 142-144.
- Phillips, J. B. & Borland, S. C. (1994): Use of a specialized magnetoreception system for homing. *J Exp Biol* 188: 275-291.
- Phillips, J. B., Adler, K. & Borland, C. (1995): True navigation by an amphibian. *Anim Behav* 50: 855-858.
- Phillips, J. B. & Deutschlander, M. E. (1997): Magnetoreception in terrestrial vertebrates: implications for possible mechanisms of EMF interaction with biological systems. In: Stevens, R. G., Andrews, L. E. & Wilson, B. W. (editors) (1997): The melatonin hypothesis: electric power and the risk of breast cancer. Columbus: Battelle Press: 111–72.
- Phillips, J.B., Borland, S.C., Freake, M.J., Brassart, J. & Kirschvink, J.L. (2002): 'Fixed-axis' magnetic orientation by an amphibian: non-shoreward-directed compass

orientation, misdirected homing or positioning a magnetite-based map detector in a consistent alignment relative to the magnetic field? J Exp Biol 205: 3903–3914.

- Phillips, J. B., Muheim, R. & Jorge, P. E. (2010): A behavioral perspective on the biophysics of the light-dependent magnetic compass: a link between directional and spatial perception? J Exp Biol 213: 3247-3255.
- Phillips, J. B., Youmans, P. W., Muheim, R., Sloan, K. A., Landler, L., Painter, M. S. & Anderson, C. R. (2013): Rapid learning of magnetic compass direction by C57BL/6 mice in a 4-armed ‘plus’ water maze. PLoS ONE 8 (8): e73112. doi: 10.1371.
- Pittman, S. E., Hart, K. M., Cherkiss, M. S., Snow, R. W., Fujisaki, J., Smith, B. J., Mazzotti, F. J. & Dorcas, M. E. (2014): Homing of invasive Burmese pythons in South Florida: evidence for map and compass senses in snakes. Biol Lett 10: 20140040.
- Platt, T. (2009): Human magnetoreception. An experimental investigation. VDM Verlag Dr. Müller.
- Polk, C. (1994): Effects of extremely low-frequency magnetic fields on biological magnetite. Bioelectromagnetics 15: 261-270.
- Putman, N. F., Endres, C. S., Lohmann, C. M. F. & Lohmann, K. J. (2011): Longitude perception and bicoordinate magnetic maps in sea turtles. Curr Biol. doi:10.1016/j.cub.2011.01.057
- Putman, N. F., Lohmann, K. J., Putman, E. M., Quinn, T. P., Klimley, A. P. & Noakes, D. L. G. (2013): Evidence for geomagnetic imprinting as a homing mechanism in pacific salmon. Curr Biol 23: 312-316.
- Quinn, T. P. (1980): Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating Sockeye Salmon Fry. J Comp Physiol 137: 243-248.
- Quinn, T. P., Merrill, R. T. & Brannon, E. L. (1981): Magnetic field detection in Sockeye Salmon. J Exp Biol 217: 137-142.
- Rabøl, J. (2010): Orientation by passerine birds under conflicting magnetic and stellar conditions: no calibration in relation to the magnetic field. Dansk Orn Foren Tidsskr 104: 85-102.
- Reig, O. A. (1970): Ecological notes on the fossorial octodont rodent *Spalacopus cyanus* (Molina). J Mamm 51(3): 592-601.

- Rintz, Marzena (2009): Temperaturpräferenzen von Graumullen in unterschiedlichen Gruppengrößen. Schriftliche Hausarbeit im Rahmen der Ersten Staatsprüfung für das Lehramt an Gymnasien und Gesamtschulen. Universität Duisburg-Essen.
- Ritz, T., Adem, S. & Schulten, K. (2000): A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophys J* 78:707–718.
- Rodda, G. H. (1984): The orientation of juvenile alligators: evidence of magnetic sensitivity. *J Comp Physiol A* 154: 649-658.
- Rodríguez-García, L. & Diego-Rasilla, F. J. (2006): Use of a magnetic compass for Y-axis orientation in premetamorphic newts (*Triturus boscai*). *J Ethol* 24: 111-116.
- Ruhenstroth-Bauer, G., Ruther, E. & Reinertshofer, T.H. (1987): Dependence of a sleeping parameter from the N - S or E - W sleeping direction. *Zeitschr. Naturf C* 42: 1140–1142.
- Ruhenstroth-Bauer, G., Günther, W., Hantschk, I., Klages, U., Kugler, J. & Peters, J. (1993): Influence of the Earth's magnetic field on resting and activated EEG mapping in normal subjects. *Int J Neurosci* 73: 195–201.
- Sandberg, R., Bäckman, J., Moore, F.R. & Löhmus, M. (2000): Magnetic information calibrates celestial cues during migration. *Anim Behav* 60: 453–462.
- Sastre, A., Graham, C., Cook, M. R., Gerkovich, M. M. & Gailey, P. (2002): Human EEG responses to controlled alterations of the Earth's magnetic field. *Clinical Neurophysiology* 113: 1382–1390.
- Sauerwald, A. & Weckerlin, M. (2007): Google-Suche & Google Earth. KnowWare-Verlag, Osnabrück.
- Scharff, A. & Grütjen, O. (1997): Evidence for above ground activity of Zambian mole-rats (Cryptomys, Bathyergidae, Rodentia). *Z Säugetierk* 62: 253-254.
- Scharff, A. (1998): Systematik und Verhaltensökologie sambischer Sandgräber (Bathyergidae, Rodentia). Inauguraldissertation zur Erlangung des Doktorgrades Dr. rer. nat. des Fachbereiches Bio- und Geowissenschaften, Landschaftsarchitektur an der Universität-GH Essen.
- Schlegel, P. A. (2007): Spontaneous preferences for magnetic compass direction in the American red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Salamandridae, Urodela). *J Ethol* 25: 177-184.

- Schlegel, P. & Renner, H. (2007): Innate preference for magnetic compass direction in the Alpine newt, *Triturus alpestris* (Salamandridae, Urodela)? J Ethol 25: 185-193.
- Schleich, C. & Antinuchi, C. D. (2004): Testing magnetic orientation in a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). Ethology 110: 485-495.
- Schmidt-Koenig, K. (1990): The sun compass. Experientia 46: 336-342.
- Schmäuser, Peter (2012): Theoretische Physik für Studierende des Lehramts 1: Quantenmechanik. Springer Verlag Berlin, Heidelberg.
- Schulten, K. & Windemuth, A. (1986): Model for a physiological magnetic compass. In: Maret, G., Boccara, N. & Kiepenheuer, J. (eds): Biophysical Effects of Steady Magnetic Fields. Proceedings in Physics 11. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York: 99–106.
- Schultheiss-Grassi, P. P., Heller, F. & Dobson, J. (1997): Analysis of magnetic material in the human heart, spleen and liver. Biometals 10 (4): 351-355.
- Schultheiss-Grassi, P. P. & Dobson, J. (1999): Magnetic analysis of human brain tissue. Biometals 12 (1): 67–72.
- Selmaoui, B. & Touitou, Y. (1999): Age-related differences in serum melatonin and pineal NAT activity and in the response of rat pineal to a 50-Hz magnetic field. Life Sci 64: 2291–7.
- Shcherbakov, V. P. & Winklhofer, M. (1999): The osmotic magnetometer: a new model for magnetite-based magnetoreceptors in animals. Eur Biophys J 28: 380-392.
- Shcherbakov, D., Winklhofer, M., Petersen, N., Steidle, J., Hilbig, R. & Blum, M. (2005): Magnetosensation in zebrafish. Curr Biol 15: R161-162.
- Šklíba, J., Mazoch, V., Patzenhauerová, H., Hrouzková, E., Lövy, M., Kott, O. & Šumbera, R. (2012): A maze-lover's dream: Burrow architecture, natural history and habitat characteristics of Ansell's mole-rat (*Fukomys anselli*). Mamm Biol 77: 420-427.
- Slaby, P., Tomanova, K. & Vacha, M. (2013): Cattle on pastures do align along the North-South axis, but the alignment depends on herd density. J Comp Physiol A 199: 695-701.

- Snyder, D. J., Jahng, J. W., Smith, J. C. & Houpt, T. A. (2000): C-Fos induction in visceral and vestibular nuclei of the rat brain stem by a 9.4 T magnetic field. *Neuro Report* 11: 2681-2685.
- Solov'yov, I. A., Mouritsen, H. & Schulten, K. (2010): Acuity of a cryptochrome and vision-based magnetoreception system in birds. *Biophys J* 99: 40-49.
- Southern, W. E. (1972): Influence of disturbances in the earth's magnetic field on ring-billed gull orientation. *Condor* 74:102–105.
- Stapput, K., Thalau, P., Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (2008): Orientation of birds in total darkness. *Curr Biol* 18: 602-606.
- Stapput, K., Güntürkün, O., Hoffmann, K.-P., Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (2010): Magnetoreception of directional information in birds requires nondegraded vision. *Curr Biol* 20: 1-4.
- Šumbera, R., Burda, H. & Chitaukali, W. (2003): Reproductive biology of a solitary subterranean Bathyergid rodent, the silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). *J Mamm* 84: 278-287.
- Takebe, A., Furutani, T., Wada, T., Koinuma, M., Kubo, Y., Okano, K. & Okano, T. (2012): Zebrafish respond to the geomagnetic field by bimodal and group-dependent orientation. *Sci Rep* 2: 727-732.
- Tarbuck, E. J. & Lutgens, F. K. (2009): *Allgemeine Geologie*. München.
- Tesch, F. W. & Lelek, A. (1973): Directional behaviour of transplanted stationary and migratory forms of the eel, *Anguilla anguilla*, in a circular tank. *Neth J Sea Res* 7: 46-52. *European Symposium on Marine Biology*
- Thalau, P., Ritz, T., Burda, H., Wegner, R. E. & Wiltschko, R. (2006): The magnetic compass mechanisms of birds and rodents are based on different physical principles. *J R Soc Interface* 3: 583-587.
- Thorup, K., Bisson, I.-A., Bowlin, M. S., Holland, R. A., Wingfield, J. C., Ramenofsky, M. & Wikelski, M. (2007): Evidence for a navigational map stretching across the continental U. S. in a migratory songbird. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 18115-18119.
- Thoss, F., Bartsch, B., Fritzsche, B., Tellschaft, D. & Thoss, M. (2000): The magnetic field sensitivity of the human visual system shows resonance and compass characteristic. *J Comp Physiol A* 186: 10007-1010.

- Thoss, F., Bartsch, T., Telschafft, D. & Thoss, M. (2002): The light sensitivity of the human visual system depends on the direction of view. *J Comp Physiol A* 188: 235-237.
- Thoss, F. & Bartsch, B. (2003): The human visual threshold depends on direction and strength of a weak magnetic field. *J Comp Physiol A* 189: 777-779.
- Tian, L., Lin, W., Zhang, S. & Pan, Y. (2010): Bat head contains soft magnetic particles: Evidence from magnetism. *Bioelectromagnetics* 31: 499-503.
- Treiber, C. D.; Salzer, M. C.; Riegler, J.; Edelman, N.; Sugar, C.; Breuss, M.; Pichler, P.; Cadiou, H.; Saunders, M.; Lythgoe, M.; Shaw, J. & Keays, D. A. (2012): Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons. *Nature* 484: 367-370.
- Vácha, M., Půžová, T. & Kvíčalová, M. (2009): Radio frequency magnetic fields disrupt magnetoreception in American cockroach. *J Exp Biol* 212: 3473-3477.
- Walcott, C., Gould, J. L. & Kirschvink, J. L. (1979): Pigeons have magnets. *Science* 205: 1027-1029.
- Vanderstraeten, J., Verschaeve, L., Burda, H., Bouland, C. & de Brouwer, C. (2012): Health effects of extremely low-frequency magnetic fields: reconsidering the melatonin hypothesis in the light of current data on magnetoreception. *Journal of Applied Toxicology*. DOI 10.1002/jat.2761.
- Van Ginneken, V., Muusze, B., Klein-Breteler, J., Jansma, D. & van den Thillart, G. (2005): Microelectronic detection of activity level and magnetic orientation of yellow European eel, *Anguilla anguilla* L., in a pond. *Environmental Biology of Fishes* 72: 313-320.
- Vanselow, K. H. & Ricklefs, K. (2006): Are solar activity and sperm whale *Physeter macrocephalus* strandings around the North Sea related? *J Sea Res* 53:319-327.
- Wake, K., Tanaka, T. & Taki, M. (2000): Analysis of induced currents in a rat exposed to 50 Hz linearly and circularly polarized magnetic fields. *Bioelectromagnetics* 21: 354-363.
- Walker, M. M. (1984): Learned magnetic field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *J Comp Physiol A* 155: 673-679.
- Walker, M. M., Kirschvink, J. L., Chang, S. B. & Dizon, A. E. (1984): A candidate magnetic sense organ in the yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Science* 224: 751-753.

- Walker, M. M., Diebel, C. E., Haugh, C. V., Pankhurst, P. M., Montgomery, J. C. & Green, C. R. (1997): Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature* 390: 371–376.
- Wang, Y., Pan, Y., Parson, S., Walker, M. & Zhang, S. (2007): Bats respond to polarity of a magnetic field. *Proc R Soc B* 274: 2901–2905.
- Ward, B. K., Tan, G. X.-J., Roberts, D. C., Della Santina, C. C., Zee, D. S. & Carey, J. P. (2014): Strong static magnetic fields elicit swimming behaviors consistent with direct vestibular stimulation in adult zebrafish. *PLoS ONE* 9 (3): e92109.
- Wehner, R. (1976): Polarized-light navigation by insects. *Sci Am* 23: 106-115.
- Wegner, R. E., Begall, S. & Burda, H. (2006): Magnetic compass in the cornea: local anaesthesia impairs orientation in a mammal. *J Exp Biol* 209: 4747-4750.
- WHO (World Health Organisation) (2007): Extremely low frequency fields. Environmental Health Criteria N° 238 Geneva. WHO Pres.
- Williams, M. N. & Wild, J. M. (2001): Trigeminally innervated iron-containing structures in the beak of homing pigeons, and other birds. *Brain Research* 889: 243-246.
- Wiltschko, W. & Merkel, F. W. (1966): Orientierung zugunruhiger Rotkehlchen im statischen Magnetfeld. *Verh Dtsch Zool Ges* 59: 362-367.
- Wiltschko, W. (1968): Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 25: 536-558.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (1972): Magnetic compass of European robins. *Science* 176: 62-64.
- Wiltschko, W. (1978): Further analysis of the magnetic compass of migratory birds. In: Schmidt-Koenig, K. & Keeton, W. T. (1978). *Animal Migration, Navigation, and Homing*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg. S. 302-310.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (1993): Navigation in birds and other animals. *J Nav* 46: 174-191.
- Wiltschko, W., Munro, U., Beason, R. C., Ford, H. & Wiltschko, R. (1994): A magnetic pulse leads to a temporary deflection in the orientation of migratory birds. *Experientia* 50: 697-700.

- Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (1995): Magnetic orientation in animals. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R. & Munro, U. (2000): Light-dependent magnetoreception in birds: the effect of the intensity of 565 nm green light. *Naturwissenschaften* 87: 366-369.
- Wiltschko, W., Traudt, J., Güntürkün, O., Prior, H. & Wiltschko, R. (2002): Lateralization of a magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature* 419: 467-470.
- Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H. & Wiltschko, R. (2003): Magnetic orientation in birds: non-compass responses under monochromatic light of increased intensity. *Proc R Soc B* 270: 2133–2140.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (2005): Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *J Comp Physiol A* 191: 675-693.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (2006): Magnetoreception. *Bioessays* 28: 157-168.
- Wiltschko, W., Stapput, K., Thalau, P. & Wiltschko, R. (2006): Avian magnetic compass: fast adjustment to intensities outside the normal functional window. *Naturwissenschaften* 93: 300-304.
- Wiltschko, W., Freire, R., Munro, U., Ritz, T., Rogers, L., Thalau, P. & Wiltschko, R. (2007a): The magnetic compass of domestic chickens, *Gallus gallus*. *J Exp Biol* 210: 2300-2310.
- Wiltschko, R., Stapput K., Bischof, H.-J. & Wiltschko, W. (2007b): Light-dependent magnetoreception in birds: increasing intensity of monochromatic light changes the nature of the response. *Front Zool* 4 (5): doi: 10.1186/1742-9994-4-5.
- Wiltschko, R., Munro, U., Ford, H. & Wiltschko, W. (2008): Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds. *J Ornithol* 149: 607-614.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (2009): Avian navigation. Special reviews in Ornithology. *The Auk. An International Journal of Ornithology* 126: 717-743.
- Wiltschko, R., Stapput, K., Thalau, P., Wiltschko, W., 2010. Directional orientation of birds by the magnetic field under different light conditions. *J R Soc Interface* 7: 163-177.



- Wiltschko, R. (2012): Navigation without technical aids: how pigeons find their way home. *European J Nav* 10: 22-31.
- Wiltschko, R & Wiltschko, W. (2012): The magnetite-based receptors in the beak of birds and their role in avian navigation. *J Comp Physiol A* 199: 89-98.
- Wiltschko, R., Dehe, L., Gehring, D., Thalau, P. & Wiltschko W. (2013): Interactions between the visual and the magnetoreception system: Different effects of bichromatic light regimes on the directional behavior of migratory birds. *J Physiol Paris* 107: 137-146.
- Wilzeck, C., Wiltschko, W., Güntürkün, O., Buschmann, J.-U., Wiltschko, R. & Prior, H. (2009): Learning of magnetic compass directions in pigeons. *Anim Cogn* 13: 443-451.
- Winklhofer, M., Holtkamp-Rötzler, E., Hanzlik, M., Fleissner, G. & Petersen, N. (2001): Clusters of superparamagnetic magnetite particles in the upperbeak skin of homing pigeons: evidence of a magnetoreceptor? *Eur J Mineral* 13: 659–669.
- Winklhofer, M., Dylida, E., Thalau, P., Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (2013): Avian magnetic compass can be tuned to anomalously low magnetic intensities. *Proc R Soc B* 280: 20130853.
- Wu, L.-Q. & Dickman, J. D. (2011): Magnetoreception in an avian brain in part mediated by inner ear lagena. *Curr Biol* 21: 418-423.
- Wu, L.-Q. & Dickmann, D. (2012): Neural Correlates of a Magnetic Sense. *Science* 336: 1054-1057.
- Zoeger, J., Dunn, J. R. & Fuller, M. (1981): Magnetic material in the head of the common Pacific dolphin. *Science* 213: 892-894.
- Zwick, V. (2007): Mehr entdecken mit Google Earth. Data Becker, Düsseldorf.

### Internetquellen

- <http://www.gearth.de/google-earth.php> (Zugriff am 15.05.2013)
- <http://www.ngdc.noaa.gov/seg/geomag/jsp/IGRFWMM.jsp> (Zugriff am 25.01.2013)
- <http://www.ngdc.noaa.gov/geomag> (Zugriff am 12.01.2014)
- <http://www.abschirmung.de/magnetfeld-abschirmung/null-gauss-kammer-zg1> (Zugriff am 23.05.2014)
- <http://millionaerinnen.de/hochspannungsmasten-in-hirsch-optik> (Zugriff am 15.04.2014; Bildersuche)
- [http://diepresse.com/images/uploads//8/6/6/456806/u\\_Strom\\_Energie\\_Hochspannung\\_Foto\\_Clemens\\_Fabry.jpg](http://diepresse.com/images/uploads//8/6/6/456806/u_Strom_Energie_Hochspannung_Foto_Clemens_Fabry.jpg) (Zugriff am 15.04.2014; Bildersuche)

## 11 Anhang

### 11.1 Abkürzungsverzeichnis

Å	Ångström
Abb.	Abbildung
Abt.	Abteilung
AlNiCo	Aluminium-Nickel-Cobalt (Legierung)
AMF	alternierendes Magnetfeld
$B_{AF}$	Vektor des alternierenden Magnetfeldes
bzw.	beziehungsweise
ca.	circa
c-Fos	neuronaler Marker
cm	Zentimeter
df	Freiheitsgrade (engl.: degrees of freedom)
d. h.	das heißt
DNA	Desoxyribonukleinsäure (engl.: deoxyribonucleic acid)
e. g.	zum Beispiel (Latein: exempli gratia)
ELFMF	extrem niedrig-frequentes magnetisches Feld (engl.: extremely low-frequency magnetic field), es wird nicht zwischen Nominativ, Genitiv, Dativ, Akkusativ oder Plural unterschieden
EMF	Erdmagnetfeld (engl.: earth's magnetic field); es wird nicht zwischen Nominativ, Genitiv, Dativ, Akkusativ oder Plural unterschieden
etc.	und so weiter (Latein: et cetera)
evtl.	eventuell
F	F-Wert (Hotteling's Test, Statistik)
F	F-Wert (Watson Williams Test, Statistik)
$Fe_3O_4$	Magnetit (Summenformel)
g	Gramm
GHz	Gigahertz
gN	geografisch Nord
h	Stunde
H	Horizontalkomponente/horizontale Feldintensität

$H_0$ ,	Vektor des Erdmagnetfeldes
$H_1, H_2$	Vektoren des Feldes, das aus der Summierung von alternierendem Magnetfeld und Erdmagnetfeld resultiert
Hz	Hertz
ID	Identifikationsnummer
kHz	Kilohertz
km	Kilometer
kV	Kilovolt
m	männlich
m	Meter
mHz	Megahertz
mN	magnetisch Nord
MP	Messpunkte
ms	Millisekunde
n	Anzahl der getesteten Tiere (Stichprobenumfang)
N	Norden
nm	Nanometer
NN	noch zu nennender Name (Latein: Nomen Nominandum)
nT	Nanotesla = 0,000000001 T
O	Osten
p	Irrtumswahrscheinlichkeit (gängig: $p < 0,05$ (signifikant); $p < 0,01$ (hoch signifikant); $p < 0,001$ (höchst signifikant))
r	Länge eines Mittelvektors
REM-Phase	Schlafphase (engl.: Rapid Eye Movement)
RNA	Ribonukleinsäure (engl.: ribonucleic acid)
S	Süden
SD	Single-Domain-Magnetit
SD	Standardabweichung (engl: standard deviation)
SEM	Standardfehler/Standardabweichung
s. o.	siehe oben
sog.	so genannt/e/er
sp.	Nicht näher bezeichnete Art (Latein: species)
SL	Stromleitung

T	Tesla
$T$	Totalintensität
$T_0$ ,	Vektor des Erdmagnetfeldes
$T_1, T_2$	Vektoren des Feldes, das aus der Summierung von alternierendem Magnetfeld und Erdmagnetfeld resultiert
Tab.	Tabelle
$U^2$	$U^2$ -Wert (Watson- $U^2$ -Test, Statistik)
V	Versuch
V	Vertikalkomponente/vertikale Intensität
$V_0$ ,	Vektor des Erdmagnetfeldes
$V_1, V_2$	Vektoren des Feldes, das aus der Summierung von alternierendem Magnetfeld und Erdmagnetfeld resultiert
$V$	vertikaler Inklinationswinkel
vgl.	vergleiche
vs.	gegen
W	Westen
W	W-Wert (Mardia-Watson-Wheeler-Tests, Statistik)
w	weiblich
Z	Z-Wert (Rayleigh-Test, Statistik)
z. B.	zum Beispiel
z. Zt.	zurzeit
♀	Weibchen
♂	Männchen
∅	Durchmesser
°C	Grad Celsius
°	Winkelgrad
"	Winkelminute
'	Winkelsekunde
<	kleiner als
>	größer als
±	plus/minus
≐	entspricht
%	Prozent

$\mu$	Winkel eines Mittelvektors
$\mu\text{s}$	Mikrosekunde
$\mu\text{T}$	Microtesla = 0,000001 T
$\chi^2$	Chi-Quadrat-Wert ( $\chi^2$ -Test, Statistik)
$\sim$	ungefähr
3D	dreidimensional

## 11.2 Abbildungsverzeichnis

Abb. 1:	Schematische Darstellung der Erde und des Erdmagnetfeldes.....	16
Abb. 2:	Inklination des Erdmagnetfeldes.....	17
Abb. 3:	Deklination des Erdmagnetfeldes.....	18
Abb. 4:	Totalintensität des Erdmagnetfeldes. ....	19
Abb. 5:	Versuchsaufbau für die Nestbau-Experimente bei Graumullen.....	43
Abb. 6:	Graumull-Familie mit Jungtieren.....	47
Abb. 7:	Versuchsaufbau zur Orientierung der Graumulle im Raum.....	52
Abb. 8:	Darstellung der Gesamtintensität in der Versuchsapparatur vor der Beeinflussung durch den Stabmagneten (A) und mit beeinflusstem Magnetfeld (B).....	53
Abb. 9:	Spontane Präferenz und Konditionierung im T-Labyrinth (nicht Maßstabs-getreu).....	56
Abb. 10:	Darstellung (nicht Maßstabs-getreu) und Ausrichtung der Versuchsapparatur vor Beginn der Testreihe.....	58
Abb. 11:	Laufwege der Versuchstiere (ID 9766, 2373, 2190, 2536, 3428 und 6159) beim Grabe-Versuch.....	68
Abb. 12:	Grafische Darstellung der Ergebnisse der Konditionierung auf eine magnetische Anomalie.....	72
Abb. 13:	Häufigkeiten (gepoolt) der besuchten Kammern (1-7) in den einzelnen Teilversuchen und den Kontrollversuchen.....	73
Abb. 14:	<i>Spalacopus cyanus</i> in einem Terrarium der Essener Tierhaltung (eigene Aufnahme).....	86
Abb. 15:	Acht-Arm-Labyrinth zur Untersuchung einer Richtungspräferenz von Coruros (Fotos: Philipp Hülsmann).....	87
Abb. 16:	Grafische Darstellung der Ergebnisse zur Untersuchung einer gemeinsamen Richtungspräferenz von Coruros (n = 7 Paare).....	90
Abb. 17:	Luftbild (Teilausschnitt) einer Kuhweide in Frankreich (45°44'51.79" N und 1°22'13.36" O, Höhe 330 m über dem Meeresspiegel).....	98
Abb. 18:	Histogramm der untersuchten Rinder.....	102
Abb. 19:	Histogramme des untersuchten Reh- (links) und Rotwildes (rechts).....	104

Abb. 20:	Darstellung der Feldstärke zwischen stromdurchflossenen Leitern.....	109
Abb. 21:	Drei Rinder auf einer Weide (Mülheim an der Ruhr, 51°22'44.17" N, 7°06'03.19" E, Höhe 136 m), über die eine Hochspannungsleitung verläuft.....	111
Abb. 22:	Axiale Daten zeigen die Körperausrichtung von ruhenden oder grasenden Rindern (obere Reihe) und Rehwild (untere Reihe) auf Weiden ohne Beeinflussung (A) und auf Weiden, die sich in unmittelbarer Nähe zu Freilandleitungen oder Strommasten befinden (B).....	114
Abb. 23:	Eigenschaften des Magnetfeldes und Körperausrichtung der Rinder, die sich direkt unter Hochspannungsleitungen befanden.....	116
Abb. 24:	Abnahme der Intensität des AMF mit Distanz zu den Leitern (Burda et al., 2009).....	117
Abb. 25:	Erwartete Ausrichtung der Tiere bei ost-westlich (A) und nord-südlich (B) verlaufenden Hochspannungsleitungen.....	118
Abb. 26:	Beobachtete Ausrichtung der Tiere bei ost-westlich (A) und nord-südlich (B) verlaufenden Hochspannungsleitungen.....	119
Abb. 27:	Charakteristika des magnetischen Feldes nördlich und südlich von ost-westlich verlaufenden Freilandleitungen.....	119
Abb. 28:	Ausrichtung der grasenden Rinder südlich (A) und nördlich (B) von ost-westlich verlaufenden Hochspannungsleitungen.....	121



### 11.3 Tabellenverzeichnis

Tab. 1:	Liste der getesteten Graumulle beim Grabeversuch.....	51
Tab. 2:	Mittelwerte der Gesamtintensität des Magnetfeldes (in $\mu\text{T}$ ,) an den unterschiedlichen Messpunkten zur Untersuchung des Grabeverhaltens.....	54
Tab. 3:	Gemittelte Totalintensitäten der insgesamt 36 Testdurchläufe zur spontanen Richtungspräferenz (Versuch 1) für die beiden Versuchsaapparaturen (A und B) an fünf verschiedenen Messpunkten (MP).....	55
Tab. 4:	Gemittelte Totalintensitäten (in $\mu\text{T}$ ) beim Konditionierungsversuch über die 13 Versuchstage (Versuch 2) für die jeweiligen Graumulle (ID 9176, 3428 und 6159) an fünf verschiedenen Messpunkten (MP) für beide Versuchsaapparaturen (A und B).....	55
Tab. 5:	Liste der getesteten Graumulle bei dem Versuch zur spontanen Entscheidung. ....	57
Tab. 6:	Liste der getesteten Graumulle beim Konditionierungsversuch.....	58
Tab. 7:	Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch A).....	60
Tab. 8:	Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch B).....	61
Tab. 9:	Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch C).....	62
Tab 10:	Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch D).....	63
Tab. 11:	Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch E).....	64
Tab. 12:	Liste der getesteten Graumulle – Experimente in der Magnetorgel (Versuch F).....	65
Tab. 13:	Darstellung der Gesamtfeldstärke (angegeben in $\mu\text{T}$ ) in den sieben Kammern (1-7) der Magnetorgel ohne Beeinflussung und mit Beeinflussung durch den Stabmagneten für die einzelnen Teilversuche (A-F).....	66

Tab. 14:	Anzahl der insgesamt gelaufenen Felder (Strecke) und der tatsächlich explorierten Felder für den ersten Grabe-Versuch (V1).....	69
Tab. 15:	Anzahl der insgesamt gelaufenen Felder (Strecke) und der tatsächlich explorierten Felder für den zweiten Grabe-Versuch (V2).....	69
Tab. 16:	Präferierte Richtung für beide Versuche (V1, V2) in Abhängigkeit von Lateralität (links bzw. rechts) und Intensität (Beeinflusst durch den Stabmagnet bzw. ohne Beeinflussung).....	70
Tab. 17:	Ergebnisse der spontanen Richtungspräferenz (Lateralität oder Himmelsrichtung) für Versuchsaufbau A und B. ....	71
Tab. 18:	Ergebnisse der doppelt getesteten Tiere (ID-Nummern 2372 und 2536) in Versuchsaufbau A für beide Versuchsdurchgänge (Test 1 und Test 2).....	76
Tab. 19:	Ergebnisse des doppelt getesteten Tieres (2472) in Versuchsaufbau F.....	77
Tab. 20:	Ergebnisse des dreifach getesteten Tieres (4902) im Kontrollversuch E.....	78
Tab. 21:	Ergebnisse der enukleierten Tiere in Versuch A.....	79
Tab. 22:	Liste der getesteten Coruros für die Untersuchung einer gemeinsamen Richtungspräferenz.....	88
Tab. 23:	Liste der getesteten Coruros für die Untersuchung einer individuellen Richtungspräferenz.....	89
Tab. 24:	Anzahl der Aufenthalte in den einzelnen Kammern im Acht-Arm-Labyrinth.....	90
Tab. 25:	Nestpositionen chilenischer Coruros (exakte Position des Nests für jedes Tier bzw. Paar) und Ergebnisse des Rayleigh-Tests ( $\mu$ , $r$ , $Z$ , $p$ ) getrennt nach Geschlecht und Familie.....	92
Tab. 26:	Verteilung der Coruro-Nester im Acht-Arm-Labyrinth und Ergebnisse des Rayleigh-Tests ( $\mu$ , $r$ , $Z$ , $p$ ).....	93
Tab. 27:	Übersicht der ausgewerteten Rinder aufgelistet für die einzelnen Kontinente, auf denen die Kuhweiden mittels Google Earth gefunden wurden.....	99

Tab. 28:	Übersicht des ausgewerteten Rot- und Rehwildes (separiert nach Position/Aktivität), die mittels direkter Beobachtung und Analyse der Betten untersucht wurden.....	100
Tab. 29:	Ergebnisse der kreisstatistischen Analyse für die axialen Richtungen der untersuchten Rinder von sechs Kontinenten.....	101
Tab. 30:	Geografisch Nord (gN) versus magnetisch Nord (mN) als Referenz für die Körperorientierung der Rinder von allen Lokalitäten mit hohen bzw. niedrigen Werten für die Deklination.....	102
Tab. 31:	Ergebnisse der kreisstatistischen Analyse für die axialen Richtungen des untersuchten Rot- und Rehwildes der Tschechischen Republik. ....	103

## 11.4 Rohdaten

### 11.4.1 Laufwege

Detaillierte Auflistung der gelaufenen Strecken der Versuchstiere im Versuch (Versuch 1 und Versuch 2 (V1, V2)) zur Untersuchung der Orientierung sambischer Kleingraumulle im Raum (siehe 6.2.1 (a)). Bei den vierstelligen Zahlen in der zweiten Zeile der Tabelle handelt es sich um die Identifikationsnummern der Tiere. Die roten Zahlen geben die Felder auf der Seite mit Beeinflussung durch den Stabmagneten an, die schwarzen Zahlen stehen für die Felder, die das Tier auf der Seite ohne künstlich veränderte Intensität passiert hat.

V1	V2	V1	V2	V1	V2	V1	V2	V1	V2	V1
<b>9766</b>	<b>9766</b>	<b>2373</b>	<b>2373</b>	<b>2190</b>	<b>2190</b>	<b>2536</b>	<b>2536</b>	<b>3428</b>	<b>3428</b>	<b>6159</b>
82	90	88	90	90	82	82	90	82	82	90
90	81	90	82	81	73	90	81	73	82	83
81	80	81	82	72	64	82	72	64	73	90
90	71	72	73	71	55	73	63	55	64	90
90	70	81	64	72	46	64	72	46	55	81
81	61	90	73	81	37	55	81	37	46	90
90	52	82	82	90	28	46	90	38	55	90
90	51	73	82	81	19	55	82	29	64	81
81	50	82	82	90	28	64	90	20	73	72
90	49	90	73	81	37	73	81	11	82	81
90	48	81	64	72	46	82	72	2	90	90
81	57	90	55	71	55	90	63	3	82	82
90	66	82	46	70/61	64	89	62	4	73	90
90	75	73	37	69	73	89	63	5	64	81
81	84	82	28	68	82	90	72	6	55	72
72	90	85	19	76	73	89	81	7	46	81
81	90	75	10	85	64	82	90	8	55	90
90	81	66	2	85	55	73	82	9	64	82
90	71	75	3	76	46	82	73	17/18	73	90
81	70	85	4	68	55	89	64	26/27	82	81
90	61	75	14	69	64	90	55	17/26	82	72
90	52	85	15	70	73	82	46	25	73	63
81	51	90	24	71	82	73	55	24	64	72
72	42	81	15	81	73	64	64	14	55	81
63	33	72	7	90	64	55	73	4	46	90

53	32	63	6	81	55	64	82	5	37	90
43	31	71	15	72	46	73	90	6	28	81
53	30	81	24	71	37	82	89	5	19	90
63	29	90	15	70	28	90	80	13	10	87
72	28	81	14	69	19	89	89	12	1	90
81	37	72	4	68	28	82	85	11	2	81
90	28	63	3	76	37	73	89	12	1	90
90	19	72	2	85	46	64	86	13	10	87
90	10	81	1	85	55	73	77	14	19	78
90	1	90	10	76	64	82	85	24	28	70
81	2	89	19	68	73	89	86	33	37	78
72	3	90	28	69	82	90	77	41	46	87
63	4	90	37	70	82	82	85	40/49	55	90
53	5	81	46	71	73	73	89	41	64	81
43	6	72	55	72	82	64	85	33	73	72
33	7	63	64	81	86	55	77	24	82	63
24	8	53	73	90	77	46	86	14	82	54
23	9	44	82	83	86	37	89	13	73	63
22	8	35	82	87	86	46	79	12	64	72
21	7	44	73	78	82	55	70	11	55	81
20	6	53	64	85	73	64	79		46	90
29	5	62	55	76	64	73	89		37	87
20	4	72	46	68	55	82	89		28	78
12	3	81	55	69	46	90	79		37	70
4	2	90	64	70	37	89	70		46	78
5	1	90	73	71	28	89	61		55	87
15	10	81	82	72	19	90	52		64	90
24	19	72	90	81	28	89	61		73	81
33	10	81	81	90	37	89	70		82	90
43	1	90	72	83	46	85	79		82	87
53	10	90	63	82	55	86	71		82	78
63	19		54	73	64	89	72		73	70
72	10		45	82	73	90	63		64	61
81	19		36	89	82	89	72		55	70
80	28		27	81	73	86	71		46	79
88	37		18	72	64	77	79		37	88
87	46		9	63	55	69	88		28	79
88	55		8	62	46	77	88		19	70
88	64		7	61	37	86	79		10	61
80	73		15	69	28	82	70		1	70

81	82		14	68	37	73	71		2	79
72	82		4	76	46	64	72		3	88
63	73		3	85	55	73	63		4	90
53	64		2	89	64	82	72		14	81
43	55		1	90	73	85	71		15	72
33	46		10	81	82	77	70		14	63
24	37		19	72	82	86	61		4	54
15	28		28	63	73	88	52		3	45
5	19		37	54	82	89	61		2	36
4	10		46	44	86	90	70		1	45
12	1		55	34	77	81	79		10	54
20	10		64	26	76	89	88		19	63
29	11		73	17	77	82	88		28	72
20	12		82	8	86	73	79		37	81
12	4			7	82	64	70		46	90
4	5			6	73	55	61		55	81
5	6			5	64	46	52		64	72
15	7			4	55	37	42		73	63
24	8			3	46	46	33		82	54
33	9			2	37	55	23		90	45
43	8			1	28	64	14		81	36
53	7			10	19	73	13		82	27
63	6			19	10	82	4		73	18
72	5			28	1	89	5		64	9
81	4			37	10	81	6		55	18
90	12			46	19	89	5		64	27
90	11				28	82	4		73	36
81	10				37	73	3		82	45
72	1				46	64	2		82	54
63					55	55	1		73	63
53					64	46	10		64	72
43					73	37	19		55	81
33					82	28	28		46	90
24					86	37	19		37	
15					77	46	10		28	
5					76	55	1		19	
4					77	64	2		10	
12					68	73	3		1	
20					59	82	4		2	
19					50	89	5		1	

[illegible]

									55	
									46	
									37	
									28	
									19	
									10	
									19	
									28	
									37	
									46	
									55	
									64	
									73	
									82	

#### 11.4.2 Überprüfte Liste der von Hert et al. (2011) untersuchten Weiden (Koordinaten)

Generelle Anmerkung: Hert und Co-Autoren nutzten ein ungewöhnliches System und bezeichneten westliche Längengrade als „minus E“ (Minus O) und verwechselten so Ost und West und vice versa in sieben Fällen. Daher haben wir ebenfalls den gegensätzlichen Längengrad untersucht wenn auf dem Nullmeridian unter den angegebenen Koordinaten keine Kühe zu finden waren oder die Auflösung zu schlecht war. Des Weiteren waren wir stets bemüht ältere Aufnahmen der angegebenen Lokalitäten, die bei Google Earth gespeichert sind, zu überprüfen, wenn auf dem vorhandenen Bild keine Rinder zu finden waren.

Nummer	Koordinaten	Jahr	adäquat	n
1	N 54°57'8", W 01°46'26"		ja	84
2	N 54°59'34", W 01°38'6"		teilweise	42
3	N 54°35'3", W 01°50'50"	2007	teilweise	60
4	N 54°34'37", W 01°50'54"	2001	teilweise	75
5	N 54°32'15", W 01°49'10"		ja	36
6	N 54°29'3", W 01°48'28"		teilweise	38
7	N 53°54'50", W 01°36'1"		teilweise	39
8	N 53°50'57", W 01°29'55"		ja	17
9	N 53°51'50", W 01°56'5"		teilweise	35
10	N 53°51'24", W 01°56'58"		ja	22
11	N 53°49'8", W 02°34'31"		ja	47



12	N 53°42'53", W 02°35'53"		ja	40
13	N 53°42'26", W 02°37'3"		ja	67
14	N 53°42'24", W 02°37'8"		nein	-
15	N 53°41'54", W 02°37'30"		ja	60
16	N 53°24'19", W 01°33'7"		ja	43
17	N 53°20'57", W 01°40'33"		nein	25
18	N 53°10'50", W 02°47'57"		ja	39
19	N 53°10'37", W 02°47'53"		ja	70
20	N 53°10'26", W 02°48'3"		nein	95
21	N 53°7'59", W 02°50'26"		ja	70
22	N 53°8'31", W 02°46'26"		teilweise	76
23	N 53°8'39", W 02°45'55"		ja	34
24	N 53°1'6", W 00°56'59"		ja	22
25	N 53°1'8", W 00°56'56"		ja	25
26	N 52°26'7", W 02°43'53"		ja	53
27	N 52°12'36", W 02°31'57"		ja	23
28	N 52°5'21", W 02°28'59"		teilweise	37
29	N 51°59'23", W 02°59'31"	2001	nein	55
30	N 51°52'28", W 02°52'53"		ja	34
31	N 51°50'55", W 02°48'16"		ja	21
32	N 52°16'9", W 01°18'15"		nein	-
33	N 52°16'2", W 1°17'46"		teilweise	10
34	N 52°15'48", W 1°18'5"		teilweise	14
35	N 51°47'55", O 00°17'38"		ja	21
36	N 51°32'25", O 0°29'38"		ja	54
37	N 51°30'22", O 00°25'29"		nein	-
38	N 50°43'38", W 2°25'42"		ja	37
39	N 50°43'36", W 02°26'11"		ja	23
40	N 50°44'41", W 02°27'59"		ja	50
41	N50°44'46', W 02°28'8"		ja	86
42	N 50°54'41", W3°40'18"		ja	22
43	N 50°59'12", W 03°43'2"		ja	112
44	N 56°17'43", W 02°49'9"		ja	16
45	N 56°18'14", W 02°48'56"		teilweise	41
46	N 56°19'21", W 02°48'38"		teilweise	82
47	N 56°20'37", W 02°49'9"		teilweise	14
48	N 57°2'1", W 02°35'11"		nein	26
49	N 57°0'45", W 02°12'38"		nein	22
50	N 57°1'8", W 02°10'27"		nein	38

51	N 54°22'43", W 04°27'21"		teilweise	37
52	N 54°21'21", W 04°27'11"		ja	85
53	N 54°19'32", W 04°27'51"		ja	41
54	N 54°13'11", W 04°40'50"		ja	24
55	N 54°10'28", W 04°32'19"		ja	61
56	N 54°7'28", W 4°38'18"		teilweise	104
57	N 54°6'33", W 4°36'40"		teilweise	25
58	N 54°6'38", W 4°40'37"		nein	15
59	N 54°5'38", W 4°43'55"		nein	16
60	N 54°5'50", W 4°45'25"		ja	10
61	N 48°11'53", W 1°36'9"		ja	13
62	N 48°11'36", W 1°37'50"		ja	13
63	N 48°11'13", W 1°39'13"		ja	16
64	N 48°9'26", W 1°36'25"		ja	12
65	N 48°8'45", W 1°36'31"		ja	13
66	N 48°8'0", W 1°36'2"		teilweise	17
67	N 48°6'32", W 1°35'11"		nein	25
68	N 49°8'28", W 0°14'7"		nein	12
69	N 49°15'28", W 0°19'50"		ja	26
70	N 49°16'43", W 0°21'6"		ja	11
71	N 49°15'38", W 0°14'31"		ja	13
72	N 49°14'57", W 0°15'50"		ja	34
73	N49°14'42", O0°15'34"		ja	24
74	N49°22'32", O0°20'56"		ja	16
75	N49°22'50", O0°20'20"		nein	29
76	N51°35'34", O5°26'59"		nein	39
77	N52°6'52", O5°10'0"		nein	25
78	N52°7'24", O5°9'51"		nein	5
79	N52°23'18", O6°20'36"		nein	38
80	N47°1'39", O7°18'13"	2004	nein	15
81	N47°1'29", O7°22'10"		nein	19
82	N47°0'9", O7°23'51"	2004	nein	18
83	N47°1'11", O7°25'29"		nein	12
84	N46°59'31", O7°26'33"	2004	nein	27
85	N50°29'2", O13°21'15"		teilweise	30
86	N50°13'27", O12°23'11"		ja	75
87	N50°12'52", O12°25'54"		teilweise	135
88	N49°4'28", O14°0'51"		ja	23
89	N48°58'49", O13°54'36"		nein	42

90	N48°56'52", O13°58'39"	2006	nein	14
91	N48°53'35", O13°54'33"		nein	32
92	N48°45'6", O13°58'7"		nein	28
93	N48°43'59", O14°0'23"		ja	30
94	N48°42'37", O14°0'52"		nein	25
95	N48°39'4", O14°26'29"		ja	44
96	N48°39'23", O14°35'0"		ja	64
97	N48°46'58", O14°42'26"		ja	28
98	N48°47'9", O14°47'53"		ja	79
99	N49°8'8", O17°58'40"		ja	65
100	N49°45'57", O17°38'12"		nein	123
101	N49°46'3", O17°38'16"		nein	-
102	N48°47'10", O14°48'22"		ja	29
103	N48°48'5", O0°28'57"		nein	39
104	N48°6'36", W1°34'23"		nein	31
105	N48°1'46", W1°37'43"		ja	17
106	N48°9'50", W1°47'16"		ja	20
107	N48°11'23", W1°45'7"		nein	38
108	N48°11'47", W1°44'24"		ja	23
109	N48°4'54", W1°32'22"		ja	18
110	N48°11'21", W1°45'14"		ja	11
111	N49°32'47", O0°08'33"		ja	28
112	N49°31'20", O0°17'02"		ja	23
113	N49°33'33", O0°20'08"		ja	16
114	N49°61'22", O0°18'14"		ja	42
115	N49°34'12", O0°19'53"		ja	21
116	N49°31'44", O0°17'08"		ja	26
117	N49°31'23", O0°18'14"		ja	40
118	N49°33'33", O0°15'29"		nein	69
119	N49°30'34", O0°20'51"		teilweise	68
120	N49°25'07", O0°24'58"		ja	31
121	N50°43'33", O2°25'59"		nein	-
122	N53°43'34", W2°26'01"		ja	17
123	N50°43'38", O2°25'42"		nein	-
124	N50°44'42", O2°27'59"		nein	-
125	N50°46'25", O2°16'11"		nein	-
126	N50°12'53", O12°25'55"		nein	-
127	N50°28'54", O13°21'00"		nein	-
128	N50°29'02", O13°21'15"		nein	-

129	N50°13'25", O12°23'09"		nein	-
130	N50°43'55", O2°29'02"		nein	-
131	N49°31'58", O0°16'14"		ja	32
132	N49°22'14", O0°10'21"		teilweise	19
133	N49°24'48", O0°17'55"		ja	28
134	N49°24'13", O0°12'09"		nein	25
135	N49°34'05", O0°14'44"		ja	40
136	N49°31'55", O0°15'58"		ja	42
137	N49°29'56", O0°21'43"		ja	39
138	N49°29'22", O0°22'04"		nein	44
139	N49°24'51", O0°24'29"		ja	42
140	N49°30'21", O0°23'31"		teilweise	16
141	N49°25'05", O0°22'50"		ja	41
142	N49°25'04", O0°19'47"		ja	11
143	N49°25'04", O0°19'47"		nein	14
144	N51°44'27", O5°11'06"		nein	-
145	N51°44'42", O5°09'12"		nein	15
146	N51°44'39", O5°09'20"		nein	15
147	N51°44'22", O5°09'06"		nein	-
148	N51°45'59", O5°07'55"		nein	-
149	N51°44'24", O5°07'04"		nein	-
150	N50°06'08", O5°35'47"		nein	-
151	N50°04'22", O5°41'43"		nein	-
152	N50°04'10", O5°40'43"		nein	-
153	N50°03'58", O5°40'41"		nein	-
154	N50°04'10", O5°40'41"		nein	-
155	N50°03'14", O5°39'13"		nein	-
156	N51°44'35", O5°05'34"		nein	-
157	N51°44'56", O5°04'17"		nein	-
158	N51°44'44", O5°04'02"		nein	-
159	N51°50'33", O5°02'04"		nein	3
160	N51°49'27", O5°00'39"		nein	3
161	N51°51'57", O4°58'46"		nein	15
162	N51°53'50", O4°58'42"		nein	-
163	N51°54'19", O4°57'22"		nein	4
164	N50°04'14", O5°39'55"		nein	-
165	N50°05'07", O5°41'06"		nein	23
166	N50°05'33", O5°39'51"		nein	26
167	N50°04'54", O5°39'37"		nein	15

168	N50°04'31", O5°39'16"		nein	-
169	N51°44'27", O5°11'06"		nein	-
170	N53°04'24", O5°46'59"		nein	67
171	N53°04'22", O5°47'19"		nein	50
172	N53°04'50", O5°47'07"		nein	55
173	N53°05'36", O5°44'52"		nein	62
174	N53°06'29", O5°44'47"		nein	42
175	N 53°00'57", O 5°46'73"		nein	37
176	N52°59'31", O5°49'32"		nein	48
177	N52°59'31", O5°51'04"		nein	27
178	N52°59'31", O5°51'04"		nein	-
179	N52°19'06", O6°00'50"		nein	25
180	N52°20'05", O6°03'19"		nein	24
181	N52°20'56", O6°05'13"	2005	nein	56
182	N51°58'23", O5°07'24"	2005	nein	36
183	N51°02'42", O5°02'42"		nein	-
184	N48°43'09", O14°23'07"	2006	ja	37
185	N48°43'18", O14°16'36"	2006	nein	83
186	N49°07'44", O13°44'50"	2006	ja	47
187	N49°10'29", O13°44'35"	2006	teilweise	16
188	N43°11'76", O13°44'21"		nein	-
189	N48°56'46", O13°58'26"		nein	68
190	N48°54'53", O14°01'04"		teilweise	47
191	N48°56'04", O14°09'38"	2006	nein	60
192	N56°22'33", O8°41'55"		ja	15
193	N53°36'34", O12°27'27"		nein	30
194	N53°36'34", O12°23'21"		nein	33
195	N53°35'01", O13°15'12"		nein	100
196	N53°36'07", O13°26'41"		nein	41
197	N52°52'46", O12°31'17"	2000	nein	48
198	N52°29'52", O8°30'32"		nein	19
199	N52°30'25", O8°31'55"		nein	14
200	N52°30'33", O8°31'43"		nein	24
201	N52°30'54", O8°32'43"		nein	19
202	N52°31'11", O8°31'28"		nein	14
203	N52°24'28", O8°12'07"		nein	23
204	N53°43'53", O9°51'14"		ja	10
205	N53°45'00", O9°54'51"		ja	31
206	N47°05'32", O7°44'08"		nein	-

207	N47°05'17", O7°45'14"		nein	19
208	N47°05'29", O7°46'09"		nein	17
209	N47°31'40", O7°49'58"	2001	nein	19
210	N47°05'00", O7°49'14"		nein	24
211	N47°05'11", O7°49'26"	2007	nein	22
212	N47°08'41", O7°53'08"		nein	3
213	N47°09'23", O7°37'54"		nein	18
214	N47°01'49", O7°40'46"		nein	15

## 11.5 Danksagung

Mein herzlicher Dank gilt zunächst Prof. Dr. Hynek Burda, der mir die Möglichkeit gab, die vorliegende Dissertation in der Abteilung Allgemeine Zoologie zu dieser faszinierenden Thematik zu schreiben.

Ihm und Prof. Dr. Sabine Begall möchte ich für die Betreuung der Arbeit sowie für die hilfreichen, spannenden und (aber)witzigen Diskussionen danken, die wir im Laufe der Zeit geführt haben.

Vielen Dank auch den Koautoren: J. Červený, O. Gerter, P. Němec, O. Vojtěch und E. P. Malkemper, mit deren Hilfe, Geduld und Engagement, die „Kuh-Reh-Hirsch-Artikel“ zu dem wurden, was sie sind.

Mein Dank gilt allen Studierenden, die dabei geholfen haben, Graumulle zu beobachten, Coruro-Filme auszuwerten und Kuhweiden zu analysieren. Ja, Verhaltensbeobachtungen sind zeitaufwändig und ja, manchmal auch ermüdend.

Meine lieben Kollegen und Kolleginnen möchte ich auch nicht unerwähnt lassen. Ich habe immer gerne unseren Flur betreten und mich stets wohl gefühlt. Vor allem Anika und Charlotte haben mich und meine Launen (nicht nur) die letzte Zeit sehr geduldig ertragen, danke dafür. Ich weiß, ich werde eine Lücke im Büro hinterlassen ;-)

Danke an meine Freunde, die mir so viel Mut zugesprochen haben. „Tschakka“ über eine sehr lange Zeit. „Tschakka“, immer wieder. Hoffentlich hilft es. Tschakka.

Bei meiner Familie, insbesondere bei meinen Eltern, möchte ich mich bedanken für die Unterstützung, den nötigen Tritt in den Hintern an der richtigen Stelle, vor allem aber für tröstende Worte, liebe Umarmungen und ein aufmunterndes Lächeln.

Meinem Mann Arne danke ich von ganzem Herzen. Was er (vor allem in der letzten Phase der Dissertation) für mich getan hat und wie viel er mir bedeutet, ist mit Worten eigentlich nicht zu beschreiben. Mein gN, mein mN. Nicht einmal ELFMF können meine Ausrichtung in diesem Fall stören.

Und last but not least möchte ich meinem Sohn Linus für die liebevolle Zerstreuung danken, denn das muss ja auch mal sein...

## **11.6 Lebenslauf und Publikationen**

Der Lebenslauf ist in der Online-Version aus Gründen des Datenschutzes nicht enthalten.



Der Lebenslauf ist in der Online-Version aus Gründen des Datenschutzes nicht enthalten.

Der Lebenslauf ist in der Online-Version aus Gründen des Datenschutzes nicht enthalten.

#### Wissenschaftliche Publikationen

- Begall, S., Červený, J., Neef, J., Vojtěch, O. & Burda, H. (2008): Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. Proc Natl Acad Sci USA 105: 13451-13455.
- Burda, H., Begall, S., Červený, J., Neef, J. & Němec, P. (2009): Extremely low-frequency electromagnetic fields disrupt magnetic alignment of ruminants. Proc Natl Acad Sci USA 106: 5708-5713.
- Begall, S., Burda, H., Červený, J., Gerter, O., Neef-Weisse, J. & Němec, P. (2011): Further support for the alignment of cattle along magnetic field lines: reply to Hert et al. J Comp Physiol A 197: 1127-1133.
- Begall, S., Němec, P., Malkemper, E. P., Weisse, J. & Burda, H. (2014): Cattle under power lines – extremely low frequency magnetic fields (ELFMF) disturb magnetic alignment. Abstract, BioEM Conference, Cape Town, Südafrika.

#### Sonstige Veröffentlichungen

- Neef, J., Begall, S. & Burda, H. (2010): Hirsch genordet. Pirsch 5/2010: 32-33.

**Eidesstattliche Erklärung**

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, gem. § 7 Abs. (2) c) + e) der Promotionsordnung der Fakultät für Biologie zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig verfasst und mich keiner anderen als der angegebenen Hilfsmittel bedient, bei der Abfassung der Dissertation nur die angegebenen Hilfsmittel benutzt und alle wörtlich oder inhaltlich übernommenen Stellen als solche gekennzeichnet habe.

Velbert, den 22.05.2014

---

(Julia Weisse)

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, gem. § 7 Abs. (2) d) + f) der Promotionsordnung der Fakultät für Biologie zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich keine anderen Promotionen bzw. Promotionsversuche in der Vergangenheit durchgeführt habe, dass diese Arbeit von keiner anderen Fakultät/Fachbereich abgelehnt worden ist und dass ich diese Dissertation nur in diesem Promotionsverfahren eingereicht habe.

Velbert, den 22.05.2014

---

(Julia Weisse)

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, gem. § 6 Abs. (2) f) der Promotionsordnung der Fakultät für Biologie zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich das Arbeitsgebiet, dem das Thema „Magnetorezeption bei Säugetieren“ zuzuordnen ist, in Forschung und Lehre vertrete und den Antrag von Julia Weisse befürworte und die Betreuung auch im Falle eines Weggangs, wenn nicht wichtige Gründe dem entgegenstehen, weiterführen werde.

Essen, den 22.05.2014

---

(Prof. Dr. Hynek Burda)